



Solutions for environment and development
Soluciones para el ambiente y desarrollo

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

ESCUELA DE POSGRADO

**Identificación y caracterización de tipos de bosque tropical
sobre un gradiente altitudinal en Costa Rica: el caso “Caribe-
Villa Mills”**

por

Darío Alfredo Veintimilla Ramos

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado
como requisito para optar por el grado de

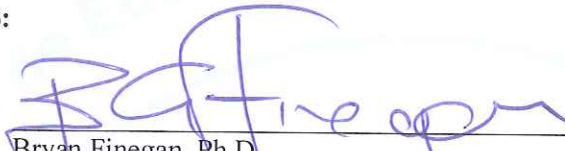
Magister Scientiae en Manejo y Conservación de
Bosques Tropicales y Biodiversidad

Turrialba, Costa Rica, 2013

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN DE
BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

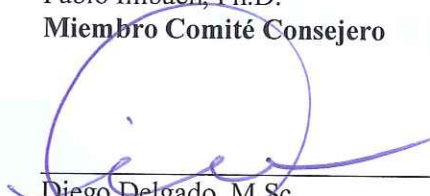
FIRMANTES:



Bryan Finegan, Ph.D.
Director de tesis



Pablo Imbach, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Sergio Vilchez, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Nelson Zamora, Ing.
Miembro Comité Consejero



Thomas Dormody, Ph.D. / Francisco Jiménez, Dr. Sc.
Decano / Vicedecano de la Escuela de Posgrado



Darío Alfredo Veintimilla Ramos
Candidato

DEDICATORIA

A Dios por ser la fuente de la verdadera luz e iluminación en mi camino
A mis padres, Amada y Wilson por su amor y comprensión, por haberme apoyado
incondicionalmente en todo sentido para conseguir mis metas
A mis hermanos Diana, Daniel, Dolores y David por acompañarme en el transcurso
de la vida
A mi abuelita Dorila por el enorme amor y sacrificio para conmigo aún con todas
sus limitaciones
A mis sobrinitas Ariadna, Valeria y Noelia para que despierte en ellas la chispa del
conocimiento
Finalmente a mi angelito de la guarda y compañía durante el transcurso de esta
maestría, mi princesita de más allá de las estrellas y mi amor, mi Yuri

“Aunque el viento sople fuerte...la montaña no lo reverencia”

Proverbio chino

AGRADECIMIENTOS

A la SENEKYT y a todos los miembros del comité técnico evaluador por otorgarme la beca de estudios de maestría.

A la Universidad Nacional de Loja, a nombre del Sr. Dr. Gustavo Villacís por otorgarme el auspicio institucional ante la SENEKYT. A la licenciada Teresa Ordóñez y al Dr. Noé Bravo, miembros del departamento de Cooperación Internacional de la UNL por su apoyo durante la preselección para becarios.

A mi profesor consejero Dr. Bryan Finegan por haber confiado en mí para la realización de este proyecto y por todas sus enseñanzas y lecciones durante el proceso de estudio y de corrección del documento final.

A Diego Delgado, por su colaboración y apoyo en la logística de la fase de campo de la tesis, y por sus correcciones en el documento final. A Sergio Vilchez por su gran apoyo durante los análisis estadísticos, sin su ayuda no se hubiera podido concretar este documento. A Jhenny Salgado por su apoyo con los análisis preliminares y de elaboración de la base de datos final. A Nelson Zamora por su completa y prolija identificación del material vegetal colectado y por sus acertados comentarios acerca de la flora de este país.

A Vicente Herra, Leonel Coto y Edwin Pereira, por su colaboración en la dura fase de campo. A Mariela Saballo por su apoyo durante el trabajo en el Parque Nacional Barbilla. A los guardaparques del Parque Nacional Barbilla, especialmente a don Carlos López por su apoyo en la logística para conseguir desentrañar algunos secretos del Parque Nacional Barbilla. Al personal que trabaja en el Parque Nacional Tapantí por darnos la facilidad de trabajar en ese hermoso Parque Nacional. A Marvin Mena, y todos los chicos de Villa Mills por su apoyo en la instalación de las parcelas en las altas montañas. A don Beto Chávez por permitirnos instalar parcelas en la Reserva Biológica “El Copal”

En CATIE a todo el personal administrativo por su amable atención y por brindarme su amistad. A todos los profesores por sus valiosas enseñanzas durante los cursos del primer año de la maestría.

A la promoción 2011-2012, compas de toda la vida desde ahora. A Byron, David, Diego, Natalia, Ma. Elisa, Fernanda, Paola Pinto, Paola Naranjo, Ana, Doris, Nelly, mis compatriotas. A Alexandra, Hannah, Mauricio, Bryan, los “locos de CATIE”, gracias por compartir su alegría a través de la música. A los parces Iván, Mauricio, Julián, Mafer, Freddy, Juanita, Alfredo, Cata y Manuel, gracias por adoptarme como uno más.

A José Luis, Catalina, Manuel y Fabiola, los “gradientólogos” por las tantas caminatas durante el paraíso de la fase de campo y el apoyo moral durante el infierno de los análisis de datos y escritura del documento. Nacimos para caminar en las montañas!!!. Mis agradecimientos especiales a Fabi, por su paciencia y apoyo antes, durante y después de toda esta experiencia. Igualmente muchas gracias a Víctor Manuel por acolitar con el vehículo en varias salidas de campo. Un agradecimiento a mi amigo David Neira, que me apoyó como técnico informático desde Loja.

A mi familia entera por haberme apoyado en todo sentido, desde la aplicación de la beca hasta en la lejanía por todos los trámites que he tenido que hacer. Gracias a Dios por ser mi familia.

A mi Yuri, por haber sido mi compañía durante este largo proceso y por enseñarme que “la vida es un conjunto de experiencias para ser disfrutadas y no sobrevividas”. Gracias por todo tu amor y comprensión.

Finalmente gracias a todos aquellos que de una u otra manera aportaron para que este logro se cristalice.

Muchas gracias de todo corazón

BIOGRAFÍA

El autor nació en la ciudad de Loja el 3 de Enero de 1979. Cursó sus estudios universitarios en la Universidad Nacional de Loja, obteniendo el título de Ingeniero Forestal en el 2005. Participó como colaborador de campo de diversos proyectos de investigación de la Fundación Alemana para la Investigación (DFG) en bosques tropicales de montaña en el Ecuador, específicamente en la Estación Científica San Francisco en la provincia de Zamora Chinchipe. En el 2007 colaboró con el área de botánica de la Estación Científica Charles Darwin en las islas Galápagos en un proyecto de erradicación de especies invasoras. En el 2010 obtuvo una beca del gobierno del Ecuador para cursar estudios de maestría y en el 2011 ingresó al programa de posgrado del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE)

CONTENIDO

DEDICATORIA.....	III
AGRADECIMIENTOS.....	IV
BIOGRAFÍA	VI
CONTENIDO.....	VII
RESUMEN.....	X
SUMMARY	XII
ÍNDICE DE CUADROS	XIV
ARTÍCULO 1.....	XIV
ARTÍCULO 2.....	XV
ÍNDICE DE FIGURAS	XVI
ARTÍCULO 1.....	XVI
ARTÍCULO 2.....	XVII
LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS	XVIII
1 INTRODUCCIÓN	1
1.1 Justificación.....	3
1.2 Objetivos de estudio.....	4
1.2.1 Objetivo general	4
1.2.2 Objetivos específicos.....	4
1.3 Hipótesis de estudio	5
2 MARCO CONCEPTUAL.....	6
2.1 Caracterización de bosques	6
2.2 Estructura, composición, riqueza y diversidad florística	7
2.3 Factores que determinan la composición y diversidad de los tipos de bosque	9
2.3.1 Clima	9
2.3.2 Suelos y topografía.....	11
2.4 Distribución de bosques tropicales en gradientes altitudinales.....	12
2.5 Cambio Climático	13
2.5.1 Modelos de circulación general.....	14
2.5.2 Escenarios de cambio climático	15
2.6 Modelos de predicción de distribución de hábitat.....	16

2.7	Técnicas de modelación	18
2.7.1	Modelos estadísticos de regresión	18
3	BIBLIOGRAFÍA	19
4	ARTÍCULOS DE INVESTIGACIÓN	26
1	INTRODUCCIÓN	27
2	ÁREA DE ESTUDIO	29
3	METODOLOGÍA	32
3.1	Muestreo de campo	32
3.2	Variables ambientales y de suelo	33
3.3	Análisis de datos	34
3.3.1	Identificación de tipos de bosque	34
3.3.2	Estructura, riqueza y diversidad taxonómica de los bosques	35
3.3.3	Composición florística y su relación con factores ambientales	37
4	RESULTADOS	40
4.1	Resultados generales	40
4.2	Identificación de tipos de bosque	40
4.3	Riqueza, diversidad y estructura de tipos de bosque	47
4.4	Estructura del ensamblaje de lianas.	51
4.5	Relación de composición florística, factores ambientales y espacio	53
4.5.1	Variables ambientales y su correlación	53
4.5.2	Descripción de los gradientes ambientales	56
4.5.3	Autocorrelación espacial entre variables ambientales y composición florística.	58
4.5.4	Variación de composición florística con relación a factores ambientales y de distancia geográfica.	60
5	DISCUSIÓN	62
5.1	Caracterización de los tipos de bosque: Las especies y su distribución.	62
5.2	Tipos de bosque, estructura, riqueza y diversidad.	65
5.3	Tipos de bosque y ambiente	67
5.4	Patrones de composición de especies y las variables ambientales	69
6	CONCLUSIONES	71
7	BIBLIOGRAFÍA	72

ARTÍCULO 2. DISTRIBUCIÓN ACTUAL Y POTENCIAL BAJO ESCENARIOS DE CAMBIO CLIMÁTICO DE ESPECIES INDICADORAS DE TIPOS DE BOSQUE EN EL GRADIENTE ALTITUDINAL “CARIBE-VILLA MILLS”, COSTA RICA	89
RESUMEN.....	89
1 INTRODUCCIÓN	90
2 MATERIALES Y MÉTODOS	92
2.1 Área de Estudio.....	92
3 METODOLOGÍA	94
3.1 Levantamiento de información de campo.....	94
3.2 Variables utilizadas para modelar la distribución.....	94
3.3 Análisis de datos.	97
1.1.1. Construcción de modelos predictivos actuales y futuros	97
4 RESULTADOS.....	99
4.1 Modelos de distribución actual y futura.....	99
4.2 Comparación del área de distribución de las especies arbóreas entre los modelos actuales y futuros.....	112
5 DISCUSIÓN	113
5.1 Modelos predictivos de distribución de especies arbóreas.	113
5.2 Las especies y el cambio climático.	115
6 CONCLUSIONES	118
7 BIBLIOGRAFÍA	119

RESUMEN

Los ecosistemas tropicales de montaña son de gran importancia a nivel global por su alta biodiversidad, provisión de servicios ecosistémicos para las comunidades que conviven en estos hábitats y por ser ecosistemas sumamente frágiles a perturbaciones ambientales y de tipo antrópico. El estudio de bosques a lo largo de gradientes altitudinales es importante en función de enriquecer el conocimiento acerca de los diversos procesos ecológicos y evolutivos inherentes en estos bosques, ya que su compleja topografía y variación climática en cortas distancias los proyectan como excelentes laboratorios para la evaluación de la relación de la biodiversidad con variaciones ambientales y para el monitoreo de la respuesta de los ecosistemas al cambio climático. En 32 parcelas de muestreo de 0,25 ha, ubicadas en un gradiente altitudinal que va de los 400 msnm en el Parque Nacional Barbilla hasta los 3000 msnm en la Reserva Forestal Río Macho (Costa Rica), se estudió todos los árboles, palmas, helechos arborescentes ≥ 10 cm dap, y lianas ≥ 2 cm dap con el objetivo de identificar y caracterizar tipos de bosque a lo largo del gradiente altitudinal, conocer la abundancia y distribución de las especies, su respuesta a variables ambientales (climáticas y edáficas) y conocer el efecto potencial en la distribución por efectos del cambio climático. Se identificó más de 400 especies de árboles, helechos, palmas y alrededor de 80 morfoespecies de lianas, agrupados en cuatro tipos de bosque a través de análisis multivariados, cada uno caracterizado por un alto recambio de especies y distribuidos en diferentes elevaciones a lo largo del gradiente altitudinal. El análisis de la variación de composición florística en función de las variables de clima, suelo, distancia geográfica y elevación, evaluada por medio del método de partición de la varianza indica que el clima es el principal mecanismo de recambio de especies en el gradiente altitudinal, seguido por los factores de suelo. Esto apoya la hipótesis de ensamblaje de nicho como el principal mecanismo para el recambio de especies y el mantenimiento de la diversidad beta en el gradiente altitudinal, dejando un papel secundario a la limitación por dispersión en la explicación de la variación florística.

La modelación de la distribución potencial actual y futura bajo escenarios de cambio climático se realizó con 14 especies indicadoras de tipos de bosque en el gradiente

altitudinal, usando siete escenarios de la familia A1B, para los años 2020 y 2080 respectivamente. La modelación se realizó mediante la técnica de Ordenación Aditiva Restringida con base en las abundancias de nueve especies, y mediante la técnica de Ordenación Cuadrática Restringida en base a la probabilidad de ocurrencia de cinco especies. Las variables predictoras empleadas en la modelación fueron la temperatura media anual (Tma), rango medio diario de temperatura (Tmrd), temperatura media del trimestre más húmedo (Tmht), precipitación del mes más seco (Psm), precipitación estacional (Pe) y precipitación del trimestre más seco (Pst). Para los escenarios A1B proyectados al año 2020 se prevé un aumento en la temperatura promedio anual de aproximadamente 1 °C, mientras que para los escenarios proyectados al año 2080 se prevé un aumento en la temperatura promedio anual de 4 °C aproximadamente. Las variables ambientales con coeficiente de restricción más alto y de mayor peso en los modelos fueron la temperatura media anual, la precipitación del trimestre más seco y la precipitación del mes más seco. Los modelos futuros predicen una reducción en el área de distribución de todas las especies y el aumento en el rango superior de distribución altitudinal de especies de la parte baja y media del gradiente, mientras que para especies de la parte alta del gradiente, el rango inferior de distribución tiende a reducirse. Cuatro especies presentaron una reducción entre el 60 y 94% del área óptima total que potencialmente pueden ocupar para el año 2080 con respecto a la distribución actual, lo que muestra evidencia de que un eventual cambio en el clima representa una amenaza para estas especies.

Palabras clave: *Tipos de bosque, Gradiente altitudinal, Ecología, Cambio climático, Modelación, Distribución de especies, Costa Rica*

SUMMARY

Tropical mountain ecosystems are important globally for their high biodiversity, ecosystem service provision for communities who are living in these habitats, and for being highly fragile ecosystems to both human and environmental disturbances. The study of forests along altitudinal gradients is important in terms of increasing knowledge about the various ecological and evolutionary processes inherent in them, since their complex topography and climate variation over short distances make them excellent laboratories for assessment of the relationship of biodiversity and environmental variations, and for monitoring the response of ecosystems to climate change. In 32 sample plots of 0.25 ha, located along an altitudinal gradient ranging from 400 meters in the Barbilla National Park up to 3000 m in the Rio Macho Forest Reserve (Costa Rica), we studied all trees, palms, ferns ≥ 10 cm dbh and lianas ≥ 2 cm dbh in order to identify and characterize forest types along the altitudinal gradient, and to determine the abundance and distribution of species, their response to environmental variables (climate and soil) and the potential effects of climate change on their distributions. More than 400 species of trees, ferns and palms, and around 80 morpho-species of lianas were identified, grouped in four forest types through multivariate analysis, each one characterized by high species turnover and distributed at different elevations along the altitudinal gradient. The analysis of the variation in species composition in terms of the climate and soil variables, geographical distance and elevation, evaluated by variation partitioning indicates that climate is the main mechanism of species turnover along the altitudinal gradient, followed by soil factors. This supports the hypothesis of niche assembly as the main mechanism for species turnover and maintaining beta diversity along the altitudinal gradient, leaving a secondary role to dispersion limitation in explaining floristic variation.

The modeling of the current and future potential distribution under climate change scenarios was conducted with 14 indicator species of the forest types in the altitudinal gradient, using a set of seven scenarios from the A1B family for the years 2020 and 2080 respectively. The modeling was performed using Constrained Additive Ordination based on the abundance of nine species, and Constrained Quadratic Ordination based on the probability of occurrence of five species. Predictor variables used in the modeling were the

mean annual temperature (Tma), mean diurnal range of temperature (Tmrd), mean temperature of wettest quarter (Tmht), precipitation of driest month (Psm), precipitation seasonality (Pe) and precipitation of driest quarter (Pst). The A1B scenario for 2020 project an increase in the average temperature of about 1 ° C, while the scenarios for 2080 project an increase in the average temperature of 4 ° C approximately. Environmental variables with the highest and heaviest weighted restriction coefficients in the models were the average temperature, precipitation of driest quarter and precipitation of the driest month. Future models predict a reduction in the range of all species and the increase in the upper range of altitudinal distribution of species from the lower and intermediate parts of the altitudinal gradient, whereas species from the higher part of the altitudinal gradient show reductions in the lower parts of their ranges. Four species showed a reduction between 60 and 94% of the total area they can potentially occupy by 2080 with respect to the current distribution, which shows evidence that any possible future change of climate poses a threat to these species.

Palabras clave: *Forest types, Elevation gradient, Ecology, Climate change, Modelling, Species distribution, Costa Rica*

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1 Características de las familias evolutivas de escenarios de cambio climático del IPCC.	16
--	----

ARTÍCULO 1

Cuadro 1.1. Áreas de conservación ubicadas en el gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills.	31
Cuadro 1.2. Variables climáticas evaluadas para explicar la riqueza, abundancia y composición de especies arbóreas.	34
Cuadro 1.3. Abundancia relativa (Arel), Dominancia relativa (Drel), Frecuencia relativa (Frel) e Índice de Valor de Importancia (IVI) de diez especies con el mayor peso ecológico por tipo de bosque en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills-Costa Rica.	41
Cuadro 1.4. Especies indicadoras por tipo de bosque con mayor Valor Indicador (VI).	43
Cuadro 1.5. Datos generales de los cuatro tipos de bosque identificados en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.	45
Cuadro 1.6. Medias (\pm error estándar) de riqueza e índices de diversidad de Shanon y Simpson para los tres tipos de bosque y prueba de comparación LSD de Fisher ($\alpha=0.05$), con datos de árboles, palmas y helechos ≥ 10 cm de dap en 32 parcelas de 0.25 ha.	47
Cuadro 1.7. Estadística descriptiva de las variables bioclimáticas (obtenidas de WorldClim) y de elevación obtenidas para 32 parcelas de muestreo (0.25 ha).	54
Cuadro 1.8. Estadística descriptiva de las variables físicas y químicas del suelo de las 32 parcelas (0.25 ha) muestreadas.	55
Cuadro 1.9. Partición de varianza para la comunidad de árboles, palmas y helechos, para árboles y helechos, y para árboles muestreados en 32 parcelas de 0.25 ha en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.	61

ARTÍCULO 2

Cuadro 2.1. Especies indicadores por tipo de bosque del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills seleccionadas para modelación de distribución actual y potencial.	95
Cuadro 2.2. Estadística descriptiva de variables climáticas usadas para la modelación de distribución de especies tanto actuales como para dos horizontes de tiempo, correspondientes al gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.....	96
Cuadro 2.3. Pseudo- R^2 y coeficiente de restricción de los modelos ajustados de distribución actual de abundancias para nueve especies de árboles del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.....	100
Cuadro 2.4. Pseudo- R^2 y coeficiente de restricción de los modelos ajustados de distribución actual de probabilidad de ocurrencia para 6 especies de árboles del gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills.....	103
Cuadro 2.5. Área potencial (ha) de distribución actual y futura de especies de árboles y porcentaje de cambio en el área de distribución para el período 2080. Porcentajes negativos indican reducción del área de ocupación de la especie.	112
Cuadro 2.6. Rangos de distribución actual y futura predichos por los modelos para especies de árboles indicadoras de tipos de bosque del gradiente altitudinal Caribe- Villas Mills	113

ÍNDICE DE FIGURAS

ARTÍCULO 1.

Figura 1.1. Ubicación de las 32 parcelas de muestreo (0,25 ha) en el gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills	30
Figura 1.2. Análisis de conglomerados basado en la composición florística de 32 parcelas de 0,25 ha y el IVI para árboles, palmas y helechos con $dap \geq 10$ cm del gradiente altitudinal C-VM en Costa Rica (método Ward y distancia Bray-Curtis).....	41
Figura 1.3. Diagrama de ordenación que muestra la ubicación de las 32 parcelas de muestreo del gradiente agrupadas por tipo de bosque y las especies de alto VI e IVI correspondientes.	46
Figura 1.4. Curvas de rango-abundancia para los 4 tipos de bosque identificados en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.....	48
Figura 1.5. Curvas de acumulación de especies para los 4 tipos de bosques según el número de parcelas muestreado para parcelas individuales de 0,25 ha.	49
Figura 1.6. Distribución por hectárea del número de individuos totales (a) y por clases diamétricas (b); y área basal (c) y por clases diamétricas (d) para árboles, palmas y helechos ≥ 10 cm DAP en los cuatro tipos de bosque del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.....	50
Figura 1.7. Distribución por parcela del número de individuos (a) y área basal en cm^2 (b) para lianas mayores a 2 cm de DAP en tres tipos de bosque del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.....	51
Figura 1.8. Distribución por clases diamétricas del área basal (a) y número de individuos (b) para tres tipos de bosque en el gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills.....	52
Figura 1.9. Variables ambientales relacionadas con el ensamblaje de lianas del gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills.....	53
Figura 1.10. Gráfico biplot resultado del análisis de componentes principales de las variables bioclimáticas de temperatura y precipitación con los tipos de bosque..	57
Figura 1.11. Gráfico biplot resultado del análisis de componentes principales de las variables de suelo con los tipos de bosque.	58

Figura 1.12. Correlogramas de Mantel mostrando la autocorrelación con 18 categorías de distancia geográfica entre pares de parcelas: a) correlograma de composición de especies, b) variables físico-químicas de suelo, c) variables climáticas (temperatura y precipitación), d) elevación..	59
---	----

ARTÍCULO 2

Figura 2.1 Mapa de la zona de estudio del gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills y los 32 puntos de muestreo..	93
Figura 2.2. Modelo de ordenación aditivo restringido (CAO por sus siglas en inglés) proveniente de abundancias de especies arbóreas indicadoras de tipos de bosque en 32 unidades de muestreo del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills..	101
Figura 2.3. Modelo de ordenación cuadrática restringida (CQO por sus siglas en inglés) mostrando probabilidades de presencia de árboles indicadores de tipos de bosque en 32 unidades de muestreo del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.	102
Figura 2.4. Distribuciones actuales y futuras proyectadas para los años 2020 y 2080 de árboles indicadores de tipos de bosque del gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills usando escenarios de cambio climático de la familia A1B con diferentes modelos de circulación general.....	108
Figura 2.5. Distribuciones actuales y futuras proyectadas para los años 2020 y 2080 de árboles indicadores de tipos de bosque del gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills usando escenarios de cambio climático de la familia A1B con diferentes modelos de circulación general.....	111

LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

ACCVC: Área de Conservación Cordillera Volcánica Central
ACLA-C: Área de Conservación La Amistad Caribe
ACLA-P: Área de Conservación La Amistad Pacífico
AGCM: Modelo de Circulación General Atmosférica
ANOSIM: Análisis de Similitud
ANOVA: Análisis de Varianza Univariado
AOGCM: Modelo de Circulación General Atmosférico-Oceánico
CAO: Ordenación Aditiva Restringida
CATIE: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza
CIA: Centro de Investigaciones Agronómicas de la Universidad de Costa Rica
CICE: Capacidad de Intercambio Catiónico
CH₄: Metano
(cmol(+)/l): Centimol por litro
C/N: relación Carbono-Nitrógeno
CO₂: Dióxido de Carbono
CQO: Ordenación Restringida Cuadrática
dap: Diámetro a la altura del pecho
GAM: Modelos Aditivos Generalizados
GARP: Genetic Algorithm for Rule Set Production
GEI: Gases de Efecto Invernadero
GLM: Modelos Lineales Generalizados
GMC: Modelos de Circulación General
IMN: Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica
IPCC: Intergovernmental Panel on Climate Change
ITCR: Instituto Tecnológico de Costa Rica
IVI: Índice de Valor de Importancia
N₂O: Óxido de Nitrógeno
m² ha⁻¹: Metros cuadrados por hectárea
MAXENT: Maximum Entropy Modeling
MEA: Millenium Ecosystem Assessment

mg/l: Miligramos por litro
NMS: Nometric Multidimensional Scaling
MO: Materia Orgánica
m.s.n.m: Metros sobre el nivel del mar
OGCM: Modelo de Circulación General Oceánico
PCA: Análisis de Componentes Principales
PCNM: Principal Coordinates of Neighbour Matrices
PPM: Parcelas Permanentes de Muestreo
Qeco: Quantitative ecology software
RDA: Análisis de Redundancia Canónica
%SA: Porcentaje de Saturación Ácida
SIG: Sistema de Información Geográfica
SINAC: Sistema Nacional de Áreas de Conservación
UNFCCC: United Nations Framework Convention on Climate Change
USDA: United States Department of Agriculture
VARPART: Variation Partitioning
VI: Valor Indicador

1 INTRODUCCIÓN

Los bosques húmedos tropicales poseen una gran riqueza florística y su diversidad de ecosistemas ha sido descrita en cuanto a sus características estructurales, fisionómicas, y ambientales. Una de tales multivariadas ecosistémicas es la constituida por los bosques tropicales de montaña que prosperan a lo largo de gradientes altitudinales en diferentes formaciones progresivas (Ghazoul y Sheil 2010). Los ecosistemas naturales de montañas tropicales son de importancia global por su alta diversidad alfa, beta, de especies endémicas, por su papel clave en la provisión de servicios ecosistémicos y por la grave amenaza que les representa el cambio climático (Kappelle y Brown 2001, Malhi *et al.* 2010).

Estudios florísticos que comparan bosques tropicales en altitudes contrastantes han mostrado que los bosques montanos son distintos a los bosques de tierras bajas, con cambios evidentes a lo largo de rangos altitudinales en la representación de formas de vida y fisionomía vegetal (Grubb 1971). Se ha descrito que la riqueza de especies de las comunidades de plantas neotropicales varía según cuatro gradientes ambientales: precipitación, suelos, altitudinal y latitudinal (Gentry 1988, Ter Steege 2003), influyendo además la escala de severidad, extensión espacial, frecuencia y duración de las perturbaciones, sean naturales o antropogénicas (Waide y Lugo 1992). En este sentido, el análisis de los gradientes bióticos y abióticos en montañas tiene gran potencial para mejorar nuestro entendimiento acerca de la distribución de especies, patrones de riqueza de especies y conservación (McCain y Grytnes 2010).

Entender la diversidad Beta, o el grado de diferenciación de las comunidades a lo largo de gradientes de hábitat (Wittaker 1972) es fundamental para visualizar qué factores controlan la diversidad en comunidades ecológicas. El recambio de especies puede reflejar procesos deterministas como las adaptaciones de las especies a las diferencias en el clima o el sustrato, explicado por el modelo de ensamblaje de comunidades por nichos, o puede ser resultado de la dispersión limitada, junto con la especiación, retraso en la respuesta al cambio climático, u otros efectos históricos, representado por el modelo de ensamblaje de comunidades por dispersión (Condit *et al.* 2002).

La dinámica interacción de fuerzas físicas y biológicas en los bosques determina cambios en la estructura, composición y función de los mismos, resultando en modificaciones particulares que pueden ser descritas como tipos de bosques (Ghazoul y Sheil 2010). La identificación de tipos de bosques naturales es necesaria para la toma de decisiones, tanto de conservación de la diversidad como de manejo sostenible de esos bosques (Finegan *et al.* 2001). Así mismo, la caracterización de los tipos de bosques se puede entender como una etapa en la evaluación de la biodiversidad a escala de ecosistemas (Noss y Cooperider 1994).

La biodiversidad es continuamente transformada por el cambio en los patrones de clima, algunas veces rápida, otras lentamente, con grandes y pequeños incrementos, resultando en una reconfiguración de asociaciones biológicas (Hannah *et al.* 2005). Estudios han mostrado que muchas especies exhiben cambios medibles en su fenología o en su distribución, y que estos cambios no son aleatorios sino sistemáticos y predominantemente en la dirección esperada con relación a cambios climáticos regionales (Parmesan 2006).

Sin embargo, en la actualidad los recientes cambios en el clima han comenzado a afectar los rangos geográficos de las especies. Muchos estudios sugieren que el calentamiento global está conduciendo a las especies a moverse hacia los polos y hacia altitudes mayores en lugares templados (Colwell *et al.* 2008). Aunque los bosques se han adaptado a cambios climáticos más drásticos en el pasado, la rapidez de los cambios en el clima mundial y la creciente presión antropogénica pueden sobrepasar su capacidad natural de adaptación (Guariguata 2009).

En ecosistemas de montaña, las especies de plantas pueden estar migrando hacia elevaciones mayores en respuesta del cambio climático, evidenciándose por el incremento en la abundancia de especies de árboles cuya distribución corresponde a bajas altitudes (Feeley *et al.* 2011). En este sentido, los bosques en gradientes altitudinales se constituyen como excelentes laboratorios naturales para establecer puntos de vista a corto plazo sobre la respuesta de especies o comunidades frente a cambios en el clima y se ofrecen como sitios excelentes para monitoreo de impactos de cambios atmosféricos en los trópicos (Malhi *et al.* 2010).

1.1 Justificación

Los estudios sobre composición florística y distribución de especies son importantes para el conocimiento general de la biodiversidad taxonómica de plantas y el estado de los bosques. El estudio de cómo cambia la composición florística de la vegetación de los bosques tropicales a lo largo de un transecto altitudinal permite aportar información que hasta ahora es muy escasa para los trópicos acerca de los cambios de las distribuciones de las especies de flora en rangos altitudinales (Colwell *et al.* 2008).

Los bosques de las zonas montañosas de los trópicos proveen un constante flujo de bienes y servicios y la biodiversidad cumple un rol fundamental en la provisión de dichos servicios, siendo en algunos casos la condición que sustenta a largo plazo la provisión de servicios tales como agua limpia y alimento (Kappelle y Brown 2001, MEA 2005). Las funciones ecosistémicas tales como productividad y ciclaje de nutrientes a largo plazo se ven afectadas si la biodiversidad declina, y el cambio en la composición de especies en ecosistemas puede alterar los procesos ecosistémicos (MEA 2005). Los cambios en la precipitación y la temperatura producto del cambio climático pueden afectar a los ecosistemas boscosos en varias formas, tales como el cambio en las tasas de crecimiento, alteraciones en la composición de especies, resultando en la pérdida de la capacidad de provisión de servicios ecosistémicos (Louman *et al.* 2009).

El Parque Nacional Tapantí-Macizo Cerro de la Muerte en Costa Rica, parte de la zona de estudio del presente trabajo, provee entre los principales servicios ecosistémicos agua tanto para consumo humano como para generación de energía hidroeléctrica, mantenimiento de biodiversidad y oportunidades de recreación, estimándose el beneficio monetario de los tres servicios combinados en aproximadamente 2.5 millones de dólares por año (Bernard *et al.* 2009).

El presente proyecto tiene como finalidad contribuir con el conocimiento de los bosques tropicales a través de la caracterización de los tipos de bosque a partir de su composición, estructura y diversidad de especies arbóreas, así como de la relación que existe entre las variables edáficas y ambientales, tanto como la ubicación geográfica, y la composición florística y distribución de estos bosques a lo largo de un gradiente altitudinal en el transecto denominado Caribe- Villa Mills en Costa Rica. De igual forma, se pretende

modelar la distribución actual de especies sobre el gradiente altitudinal en relación con las variables climáticas para conocer su potencial distribución bajo escenarios de cambio climático futuro. Finalmente, la caracterización de los tipos de bosques y la modelación de distribución de las especies características de cada uno de ellos nos permitirá construir una línea base de información de la zona, cuyos hallazgos sirvan para la generación de herramientas de gestión sostenible de los bosques a nivel regional, en función de desarrollar actividades de manejo y conservación de los ecosistemas forestales y el establecimiento de estrategias de mitigación y adaptación al cambio climático.

1.2 Objetivos de estudio

1.2.1 Objetivo general

Contribuir al conocimiento de la distribución y composición florística de bosques tropicales a lo largo de gradientes altitudinales, mediante el estudio de su relación con variables ambientales y de la distribución actual y futura de sus especies características por efectos de cambio climático.

1.2.2 Objetivos específicos

El objetivo anteriormente descrito se logró mediante el cumplimiento de los siguientes objetivos específicos:

O.E 1. Identificar tipos de bosques en el gradiente altitudinal del transecto “Caribe-Villa Mills”.

O.E 2 Caracterizar la estructura, diversidad y composición florística de bosques en el gradiente altitudinal del transecto “Caribe-Villa Mills”.

O.E 3 Determinar la relación de las variables ambientales de clima, suelos, topografía, elevación y distancia geográfica con la composición florística del transecto “Caribe-Villa Mills”.

O.E 4 Modelar y mapear la distribución potencial actual y futura de las especies características de cada tipo de bosque en función de cambio climático.

1.3 Hipótesis de estudio

La riqueza y diversidad de especies de árboles, palmas, helechos y lianas decrece progresivamente a medida que aumenta la elevación en el gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills

Los cambios de temperatura, precipitación, suelo y topografía, asociados con el gradiente altitudinal determinan la variación de la composición y la distribución de los tipos de bosques existentes en el transecto Caribe-Villa Mills.

Los cambios de temperatura y precipitación ligados al cambio climático determinan la distribución potencial futura de las especies características de cada tipo de bosque en el gradiente.

2 MARCO CONCEPTUAL

2.1 Caracterización de bosques

Los bosques neotropicales albergan una gran riqueza de especies de flora y fauna (Hartshorn 2002). Diversos estudios como el de Valencia *et al.* (1994) muestran que la diversidad alfa de especies de árboles es la más alta en los bosques neotropicales. En este mismo sentido, Duivenvoorden (1994) en su estudio realizado en el nor-oeste de Colombia reporta que para 10 parcelas de 0.1 ha la más alta riqueza de especies se encontró entre los géneros de árboles. La variación en la diversidad alfa puede obedecer a factores fisiográficos del sitio (Duivenvoorden 1994), a gradientes topográficos en áreas cortas que crean mosaicos a pequeña escala de hábitats edáficamente diferentes (Homeier *et al.* 2010) y a la variación en la precipitación, siendo la estacionalidad lluviosa un regulador de la diversidad alfa y la densidad de árboles, la cual puede afectar la tolerancia de sombra y por ende el número de tipos funcionales de árboles que pueden existir en un área (Ter Steege *et al.* 2003).

Pero la riqueza y variación no solo se manifiesta en número de especies, sino también en tipos de bosque o diversidad beta (Mostacedo *et al.* 2006). A pesar de los diversos estudios de caracterización de tipos de bosque, existen aún grandes vacíos de información sobre la composición florística de los bosques neotropicales (Bermúdez y Sánchez 2000; Hartshorn 2002). Aunque los tipos de vegetación que se repiten en distintas zonas son en cierto modo similares, no hay dos espacios ocupados por comunidades idénticas, puesto que la vegetación cambia continuamente (Matteucci y Colma 1982).

A pesar de la complejidad de los bosques tropicales, la delimitación de tipos de bosques se puede dar basándose en aspectos florísticos (composición, riqueza y diversidad), fisionómicos (estructura), funcionales (gremios o tipos funcionales) dinámicos (regímenes de perturbación y regeneración) y bioclimáticos, y de esta manera determinar las especies comunes o dominantes en cada uno de los tipos de vegetación (Lamprecht 1990; Louman *et al.* 2001; Hartshorn 2002). Aunque la mayoría de las discusiones acerca de diversidad se enfocan en especies, enfatizar en la biodiversidad a nivel de ecosistemas puede brindar beneficios en función de su conservación, ya que en el caso del manejo forestal sostenible, este puede basar sus criterios e indicadores en el entendimiento de las diferencias ecológicas

entre tipos de bosques y unidades de manejo forestal (Finegan *et al.* 2001). En este sentido, la caracterización de bosques nos permite conocer el estado y distribución actual con miras al manejo de los elementos florísticos para fines determinados (Louman *et al.* 2001).

Un claro ejemplo lo muestra el análisis de vacíos de conservación en Costa Rica del proyecto GRUAS II, mediante la comprensión de la composición, estructura y el funcionamiento ecológico de los elementos de la biodiversidad de cada vacío en base a la “Descripción de las Unidades Fitogeográficas” (SINAC 2008).

2.2 Estructura, composición, riqueza y diversidad florística

La estructura de un bosque nos indica el estado en que se encuentra la población a partir de la organización física de un ecosistema; utiliza en un plano horizontal variables cuantitativas como diámetro a la altura del pecho y área basal (Delgado *et al.* 1997) y se puede describir mediante la distribución del número de árboles por clases diamétricas (Louman *et al.* 2001). Por otra parte, la estructura vertical está determinada por la distribución de los individuos a lo alto de su perfil, y responde a las características de la especie y las condiciones microambientales en las diferentes alturas del perfil (Louman *et al.* 2009).

Según Berry (2002) casi la mayoría de trabajos de composición florística se centran en árboles, pues éstos además de constituir la mayor parte de la biomasa del bosque, determinan en gran parte su estructura y funcionamiento, aunque algunos estudios también involucran arbustos, hierbas, lianas y epífitas.

La riqueza de especies es uno de los parámetros que usamos para estudiar comunidades (Halfter y Moreno 2005). Entendemos como *riqueza* al número de especies existentes en una determinada área y *diversidad* como el número de especies en relación con el tamaño (abundancia) de la población de cada especie (Louman *et al.* 2001). La riqueza es la forma más sencilla de medir la biodiversidad puesto que se basa únicamente en el número de especies presentes, sin tomar en cuenta el valor de importancia de las mismas (Moreno 2001).

La medición de la biodiversidad se ha centrado en la búsqueda de parámetros en función de caracterizarla como una propiedad de cada comunidad ecológica, teniendo en cuenta que no están aisladas en un entorno neutro (Moreno 2001). Existen 3 distintos niveles

de diversidad, los cuales se pueden dividir en 3 grupos: Entendemos como **diversidad alfa** al número de especies de una comunidad presentes en un lugar determinado, la **diversidad beta** es el grado de recambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades en un paisaje, y la **diversidad gama** es el número de especies del conjunto de sitios o comunidades que integran un paisaje (Wittaker 1972).

Finegan y Delgado (2000) manifiestan que una forma apropiada de definir diversidad de ecosistemas boscosos es el número, variedad y arreglo espacial de los tipos de bosques a una escala dada, pudiéndose expresar la diversidad β como el grado en el cual las comunidades difieren unas de otras a lo largo de gradientes ambientales.

La diversidad también se puede expresar en índices (llamados índices de diversidad); son aquellos que describen lo diverso que puede ser un determinado lugar, considerando el número de especies (riqueza) y el número de individuos de cada especie (Mostacedo y Fredericksen 2000).

La diversidad de un sitio comúnmente se define a través del índice de Shannon (H') el cual es uno de los más utilizados para determinar la diversidad de especies de plantas de un determinado hábitat (Mostacedo y Fredericksen 2000). Este índice constituye una medida del grado de incertidumbre asociada a la selección aleatoria de un individuo en una comunidad (Pla y Matteucci 2001). Esta incertidumbre crece con el número de especies y con la distribución regular de los individuos entre las especies, así, este índice es igual a cero si solo hay una especie en la muestra, y es máximo si todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Matteucci y Colma 1982).

El índice Simpson (D) es un índice que está influenciado por la dominancia de las especies más comunes, y expresa la probabilidad de que dos individuos tomados al azar pertenezcan a la misma especie (Bravo-Núñez 1991).

El índice α de Fisher permite hacer comparaciones del nivel de diversidad de especies entre sitios que, con una misma área, varían en términos de abundancia, y establece que la diversidad depende del número de individuos muestreados (Berry 2002).

2.3 Factores que determinan la composición y diversidad de los tipos de bosque

Los bosques tropicales se constituyen en ecosistemas dinámicos sujetos a la influencia de múltiples procesos ambientales (Scatena 2002). Según Matteuci y Colma (1982) la vegetación es la resultante de la acción de dichos procesos ambientales sobre un conjunto de especies que cohabitan en un espacio continuo y refleja el clima, naturaleza del suelo, disponibilidad de agua y de nutrientes. Los regímenes de perturbación natural y la influencia de la intervención humana también son factores que influyen en la diversidad de ecosistemas a diferentes escalas espaciales (Finegan *et al.* 2001). Por ejemplo, disturbios naturales como huracanes y el fuego en la Cordillera Central Hispaniola en República Dominicana, junto con los factores ambientales como la inversión de los vientos alisios, dan forma a un llamativo ecotono entre los bosques de pino y el bosque nublado (Martin *et al.* 2010).

Dentro de los bosques tropicales, los árboles son el grupo de plantas más estudiado y su diversidad por unidad de área varía de acuerdo con la ubicación geográfica y la influencia de variables ambientales, latitudinales y altitudinales (Gentry 1988).

Las especies que conforman una comunidad vegetal responden diferentemente a factores ambientales (Matteucci y Colma 1982) y la combinación de variables climáticas se puede evidenciar con la elevación, el cual se considera como un factor muy importante en la estructura, riqueza y composición de las comunidades vegetales (Gentry 1988; Lamprecht 1990; Liebermann *et al.* 1996; Montagnini y Jordan 2005).

Varios estudios han demostrado que la diversidad y la composición de especies pueden ser predecibles a lo largo de un gradiente ambiental debido a que los gradientes altitudinales involucran muchos factores covariantes tales como clima y suelo (Gentry 1988; Murrieta *et al.* 2007; Sesnie *et al.* 2009).

2.3.1 Clima

El clima es uno de los principales factores que afectan la distribución natural de la vegetación (Holdridge 2000). El clima neotropical se caracteriza por presentar temperaturas predecibles y poco variables de una estación a otra, pero regímenes de lluvia mucho menos predecibles (Hartshorn 2002).

La clasificación de zonas de vida de Holdridge relaciona 3 variables climáticas, precipitación, temperatura promedio a la cual tiene lugar el crecimiento vegetativo en relación con el período anual, denominada biotemperatura y la relación entre evapotranspiración potencial y precipitación, denominada provincias de humedad. En este sentido, la precipitación varía a lo largo de los pisos altitudinales y esto influye en la composición de la vegetación (Holdridge 2000). Si hablamos de precipitaciones entre 2000 y 8000 mm de lluvia anual, en el piso basal tropical estaremos hablando de la presencia de tipos de bosque húmedo, muy húmedo y pluvial, según sea el caso (Holdridge 2000).

Pero no solo la cantidad de lluvia influye en la composición de los tipos de bosques, su distribución a lo largo del año también es un factor determinante (Sanchez 1981), teniendo que en bosques tropicales de tierras bajas, estaciones de sequía prolongadas afectan significativamente las tasas de mortalidad de los árboles con el consecuente cambio en la estructura y composición de los tipos de bosques (Condit *et al.* 1995).

La temperatura desciende conforme aumenta la altitud, siendo uno de los factores responsables que limitan el crecimiento y distribución de bosques montanos tropicales ya que existe una marcada caída en la riqueza de especies con el incremento de la altitud (Grubb 1977; Givnish 1999). La nubosidad y la cantidad de radiación solar también influyen en el crecimiento y distribución de los bosques; la nubosidad en el bosque húmedo montano y montano bajo produce un ingreso extra de agua en el sistema debido a lo que se conoce como “lluvia horizontal”, las gotas de las nubes generalmente contienen altas concentraciones de acidez y de nutrientes afectando la fisiología de las hojas, y finalmente producen una reducción en la incidencia de radiación solar, limitando así la fotosíntesis con lo que se produce un decrecimiento en estatura, biomasa, productividad y número de especies (Grubb 1977; Bruijnzeel y Veneklaas 1999).

En un estudio realizado en Bolivia se caracterizaron 4 tipos de bosque en un gradiente altitudinal desde 1700 m a 3400 m, donde la precipitación y la temperatura tienen un papel importante en la determinación de la estructura y composición de cada tipo de bosque caracterizado (Bach *et al.* 2003). Es así que en el bosque montano, que se encuentra por debajo de los 2100 m.s.n.m, con 2500 mm de precipitación y temperatura promedio mensual de 17.2 °C, el dosel alcanza un promedio de 25 m de altura y la especie dominante fue *Myrsine*

coriacea; a diferencia del bosque altimontano I (2100-2600 m.s.n.m), con una media de 13 °C de temperatura y 3000 mm de precipitación, donde el dosel promedio se redujo a 20 m de altura y se caracteriza por la presencia de *Podocarpus oleifolius* y *Weinmannia boliviana* (Bach *et al.* 2003).

2.3.2 Suelos y topografía

El factor suelo es influyente en la distribución de las especies, especialmente en los trópicos, donde la heterogeneidad edáfica muestra tener fuertes efectos sobre la distribución de la vegetación, y mucha de la variación espacial es debida a la frecuente ocurrencia de mosaicos edáficos (variación de química de suelo y textura, drenaje y topografía) a diferentes escalas en los bosques (Clark *et al.* 1995). Por otra parte, la fertilidad del suelo puede variar y de esta manera afectar la diversidad de especies vegetales, aunque la riqueza de especies no siempre está ligada a los suelos más ricos en nutrientes (Montagnini y Jordan 2005).

En un estudio realizado al sur del Ecuador, en un bosque lluvioso montano se determinó una fuerte correlación entre los nutrientes del suelo y la diversidad de árboles, mostrando una positiva correlación con el pH, Ca y Mg, lo que sugiere que la disponibilidad de nutrientes es un factor importante que afecta la riqueza de especies de árboles (Homeier *et al.* 2010).

Con respecto a la topografía del terreno, este es un factor que genera cambios en la composición de los bosques; los que están ubicados en laderas suelen tener una composición diferente de los presentes en tierras planas, mediando aspectos como exposición del terreno y drenaje (Louman *et al.* 2001). Un estudio de comunidades vegetales en bosque siempreverde montano bajo, montano alto y de transición a subpáramo en Ecuador encontró cambios significativos a lo largo de gradientes topográficas, mencionando que la vegetación que crece en quebradas u hondonadas es mucho más abundante en especies que en las crestas, producido principalmente por el acarreo de nutrientes de las partes altas que se depositan en áreas planas, mientras que en crestas o laderas existe un déficit de disponibilidad de nutrientes debido a procesos de lavamiento de suelos e insuficiente mineralización por causa de condiciones edáficas desfavorables (Diertl 2010). En un estudio en República Dominicana se evidenció una fuerte influencia de variables topográficas (ángulo de pendiente y convexidad) en los patrones de distribución de especies, citando que la especie *Prestoea montana* fue más

abundante sobre topografía cóncava, mientras que *Didymopanax tremulus* se distribuye con mayor abundancia sobre crestas expuestas al viento (Sherman *et al.* 2005).

2.4 Distribución de bosques tropicales en gradientes altitudinales

Cada tipo de bosque tiene su propio complemento de especies y la diversidad y naturaleza de las mismas caracteriza cada tipo de bosque (Montagnini y Jordan 2005).

Los cambios en temperatura y humedad a lo largo de gradientes altitudinales dominan los factores ambientales sobre la distribución de vegetación tropical de montaña análogamente como sucede en zonas montañosas templadas (Wittaker 1967). De igual manera, la nubosidad, la cual limita la cantidad de radiación fotosintéticamente activa disponible es un factor influyente en el crecimiento y productividad en los bosques nublados tropicales (Grubb 1977).

Cambios ambientales ligados al gradiente altitudinal varían entre las cadenas montañosas dentro del cinturón tropical debido a influencias como latitud, locación continental versus locación de isla y patrones amplios de circulación atmosférica (Webster, citado por Sherman *et al.* 2005).

Los bosques que se encuentran en elevaciones medianas y altas del Caribe (600 m.s.n.m en adelante) sostienen una flora adaptada a condiciones de humedad e intensidad lumínica variable (Silver *et al.* 2001). En México, los bosques mesófilos de montaña alcanzan la distribución más septentrional del continente americano presentándose en altitudes de entre 600 y 3200 m.s.n.m y los elementos florísticos pueden ser caducifolios o perennifolios dependiendo de factores como la altitud, latitud, pendiente y clima (Luna *et al.* 2001). Para el caso de Costa Rica, los bosques de montaña se encuentran entre 500 y 3500 m.s.n.m y los elementos florísticos presentan una estructura y composición diferente, ya sea si se distribuyen en la vertiente Pacífica o Atlántica, debido a que estos últimos presentan una marcada exposición a los vientos alisios del Caribe que genera mayor humedad atmosférica (Kappelle 2001).

El número de especies leñosas de los bosques tropicales tiende a decrecer a lo largo de un gradiente altitudinal (Givnish 1999). Se puede señalar dos patrones generales de riqueza de especies en gradientes altitudinales: que la riqueza de especies disminuye a medida que aumenta la altitud, pero que esta declinación no es monótona (Rahbeck 1995), o una forma

encorvada de relación en la cual el pico en la riqueza de especies se da en elevaciones medias (Rahbeck 1995; Sanders 2002).

Para el primer caso, los resultados del estudio de Sherman *et al* (2005) en un rango altitudinal de 1100 a 3075 m.s.n.m en República Dominicana, mostraron un patrón de decrecimiento de diversidad de especies arbóreas a medida que aumenta la elevación, manifestándose que la riqueza permaneció relativamente constante entre 1100 y 2100 m.s.n.m, para luego decrecer bruscamente arriba de los 2300 m. Para el segundo caso, el estudio de Homeier *et al* (2010) en un gradiente altitudinal entre 1800 y 2600 m.s.n.m en un bosque montano en Ecuador encontró que el pico de diversidad de árboles se encuentra entre 1800 y 2100 m.s.n.m, corroborando así la afirmación que en los Andes Ecuatorianos los valores máximos de diversidad de árboles se puede encontrar arriba de los 1500 m.s.n.m (Jørgensen y León Yañez, citados por Homeier *et al.* 2010).

El estudio de la estructura y composición del bosque realizado a lo largo de un gradiente altitudinal entre la Estación Biológica La Selva (100 m de elevación) y el Volcán Barva (2,600 m de elevación), demostró que la diversidad florística alcanzó su punto máximo a los 300 m y luego disminuyó conforme aumentaba la elevación, mostrando claramente el patrón de forma encorvada o de campana (Liebermann *et al.* 1996). Florísticamente los árboles dicotiledóneos dominaron a lo largo del gradiente (78 % del total de especies), el resto fue conformado por palmeras (15 %), helechos arborescentes (5,2 %), lianas (1,5 %) y hemiepífitas (0,4 %). Los helechos arborescentes fueron escasos en tierras bajas, pero fueron mucho más comunes sobre los 750 m de elevación; en contraste con las lianas, abundantes en tierras bajas pero ausentes más allá de los 1,000 m de elevación (Liebermann *et al.* 1996).

2.5 Cambio Climático

Para el IPCC, el término “cambio climático” denota un cambio en el estado del clima identificable a raíz de la variabilidad de sus propiedades y valores medios y que persiste durante un período prolongado de tiempo, denotando todo cambio de clima a lo largo del tiempo ya sea debido a la variabilidad natural o como consecuencia de la actividad humana (IPCC 2007). Para el UNFCCC, por "cambio climático" se entiende un cambio de clima atribuido directa o indirectamente a la actividad humana que altera la composición de la

atmósfera mundial y que se suma a la variabilidad natural del clima observada durante períodos de tiempo comparables (UNFCCC 1992).

El clima global envuelve variaciones influenciado por factores internos del sistema climático tales como la atmósfera, los océanos, el hielo, etc; externos como la rotación de la tierra y la radiación solar como el más destacado; y aspectos físicos de la tierra como la distribución de la tierra y el océano (Karl y Trenberth 2005). También se puede señalar eventos como las erupciones volcánicas y cambios en la circulación de corrientes oceánicas, que impactarían la distribución de energía calórica entre diferentes latitudes (Cifuentes 2009).

Las actividades humanas han aumentado las emisiones globales de gases de efecto invernadero (GEI) tales como CO₂, CH₄ y N₂O desde la era preindustrial en un 70% entre 1970 y 2004, debido principalmente al consumo de combustibles fósiles y al cambio de uso de la tierra para actividades productivas IPCC (2000). Estos cambios producen un desbalance en la distribución de la energía del planeta y por ende aumentar o disminuir la temperatura (Cifuentes 2009).

Debido a que los sistemas húmedos tropicales contienen alta diversidad, y puesto que una gran cantidad de especies se presume habitan en estrecho nichos restringidos como rangos de elevación pequeños, requerimientos específicos de humedad, etc, los cambios en el clima pueden tener un profundo efecto provocando rangos de migración en las especies o la extinción de aquellas que no puedan adaptarse a estos cambios, tal como lo han mostrado estudios paleoecológicos (Bush y Hooghiemstra 2005).

2.5.1 Modelos de circulación general

Los modelos de circulación general (GCM) son complejos modelos matemáticos que simulan el clima global, considerando la atmósfera, la tierra, la criósfera (capa de hielo) y los océanos (Raper y Gioigi 2005).

Para proyecciones de cambio climático en una escala de tiempo, se reúne un modelo de circulación general atmosférico (AGCM) junto con un modelo de circulación general oceánico (OGCM), lo que nos da como resultado un modelo de circulación general atmosférico oceánico (AOGCM). Estos modelos representan los sistemas oceánico y atmosférico en 3 dimensiones y constituyen una herramienta para entender el proceso que determina la

respuesta de los sistemas climáticos a factores antropogénicos tales como incremento en las concentraciones de GEI, cambios en el uso del suelo y cargas atmosféricas de aerosoles (Raper y Gioigi 2005; Giorgi *et al.* 2009).

2.5.2 Escenarios de cambio climático

Un escenario climático es una representación lógica y simplificada de un posible clima futuro, basada en el entendimiento de cómo funciona el clima. Los escenarios están típicamente construidos como insumo para evaluar los posibles efectos de impacto del cambio climático sobre los sistemas naturales y sociales (Cifuentes 2009). La resultante evolución del clima se conoce como proyección del cambio climático, que implica una de muchas posibilidades para el futuro (Raper y Gioigi 2005).

Las emisiones de gases de efecto invernadero son el producto de complejos sistemas dinámicos, determinados por fuerzas motrices tales como demografía, desarrollo socio-económico y cambios tecnológicos, constituyéndose en imágenes alternativas de lo que podría suceder en el futuro y son una herramienta para analizar cómo las fuerzas motrices pueden influir en los resultados de emisiones futuras y evaluar las incertidumbres asociadas (IPCC 2000).

El Informe Especial del IPCC sobre Escenarios de Emisiones contiene 40 escenarios diferentes, agrupados en 4 familias: A1, A2, B1, B2 (Cuadro 1) que exploran vías de desarrollo alternativas que incorporan factores demográficos, sociales, económicos, tecnológicos y ambientales, junto con las emisiones de gases de efecto invernadero resultantes, para conjeturar el cambio climático futuro (IPCC 2000).

Cuadro 1 Características de las familias evolutivas de escenarios de cambio climático del IPCC.

Familia	Nº de Escenarios	Características
A1	17	Rápido crecimiento económico, baja tasa de crecimiento de población y rápido cambio hacia tecnologías más eficientes. Esta familia se divide en tres grupos basados en el sistema energético a utilizar: uso intensivo de combustibles fósiles (A1F), energías de origen no fósil (A1T) y equilibrio entre diferentes fuentes (A1B).
A2	6	Un mundo heterogéneo, autosuficiente y que mantiene las identidades locales. Las tasas de crecimiento de población convergen lentamente, lo cual resulta en un elevado crecimiento de la población. El crecimiento económico per cápita es más lento y fragmentado que en otras familias.
B1	9	Un mundo convergente, con bajo crecimiento de la población y con rápidos cambios en las estructuras económicas. Ocurre un movimiento hacia una economía basada en los servicios y en la tecnología de la información. Se reduce la intensidad en el uso de materiales y se introducen tecnologías limpias y eficientes. El énfasis es en soluciones globales para la sostenibilidad ambiental, económica y social, incluyendo aumentos en la equidad.
B2	8	Un mundo con énfasis en soluciones locales a la sostenibilidad ambiental, social y económica. El crecimiento de la población y el desarrollo económico son moderados. El cambio tecnológico es menos rápido pero más diverso que en B1 y A1. Pese a estar orientada a la protección ambiental y la equidad social, se enfoca en los niveles regional y local.

Fuente IPCC 2000

2.6 Modelos de predicción de distribución de hábitat

Los términos “nicho ecológico” o “modelos envolventes climáticos” se refieren a datos sobre la presencia de características ecológico-ambientales de un paisaje bajo las condiciones actuales, y que pueden ser proyectados a los escenarios de cambio futuros para identificar áreas potenciales de distribución (Townsend *et al* 2005).

El modelaje predictivo geográfico ha ganado importancia como una herramienta para la evaluación del impacto del acelerado cambio de uso y otros cambios ambientales que afectan la distribución de los organismos (Guisan y Zimmermann 2000).

Se ha establecido una gran discusión acerca de si el modelo es señalado de ser “Gleasoniano o Clementsiano”, simulando especies individualmente o como una comunidad (Prentice *et al.* 1992). Se ha argumentado que la evidencia paleoecológica ha mostrado que los ensamblajes de plantas nunca han sido estables, mayormente debido a las variaciones pasadas

en el clima y por lo tanto no es probable que las comunidades se muevan como una sola unidad bajo condiciones de cambio climático (Prentice *et al.* 1992), pues se debe tomar en cuenta el comportamiento individual de las especies (por ejemplo con la dispersión de semillas, migración, plasticidad, adaptación, etc) y muchas otras cosas que reflejan la limitación de la dispersión (Guisan y Zimmermann 2000).

La alternativa para modelar comunidades es simular una selección de especies dominantes, y clasificar sus distribuciones superpuestas, en función de generar comunidades simuladas. Sin embargo, al predecir distribuciones potenciales futuras basadas en modelos estáticos y escenarios de cambio ambiental, las limitaciones son por igual para modelaje de distribución de especies y comunidades (Guisan y Zimmermann 2000).

Los diversos enfoques de modelamiento de nichos ecológicos difieren en varias características: primero, se puede usar datos que indican solo presencia de especies o datos con presencia-ausencia de la especie en la región de interés (Townsend *et al.* 2005). Segundo, los métodos de modelamiento pueden usar una amplia selección de variables bioclimáticas o unas pocas que se supone que son relevantes en la limitación de distribución de especies (Huntley *et al.* 1995). Finalmente los enfoques de modelamiento pueden ajustar un modelo usando enfoques estadísticos predeterminados que produzcan un ajuste global (Yee y Mitchell 1991).

Van Zonneveld *et al.* (2009) realizaron la modelación de la distribución de 2 especies de pino tropical en el sur este de Asia usando datos de distribución actual de las especies y realizando proyecciones de clima futuro para el año 2050 mediante dos modelos de circulación global (GCM) bajo un escenario de emisiones de CO₂. Generó modelos envolventes climáticos mediante el algoritmo MAXENT para elaborar el clima envolvente presente y futuro y mapear los cambios en la distribución de estas especies, llegando a la conclusión de que se podrían dar cambios en la distribución de los pinos bajo efectos de cambio climático.

No obstante, una limitante de este enfoque es que no se considera el aspecto de suelo, la competencia entre especies, la dispersión y otras interacciones, factores que ocasionan limitaciones para la ocurrencia de las especies (Guisan y Thuiller 2005; Van Zonneveld *et al.* 2009). Una de las mayores debilidades de los actuales modelos de predicción de nicho

ecológico es que no pueden tomar en cuenta los procesos de migración de especies al producirse el cambio ambiental, ya que es difícil estimar los procesos de migración para cada especie simulada (Thuiller *et al.* 2006).

2.7 Técnicas de modelación

Se pueden distinguir cuatro grandes familias de técnicas de modelación de la distribución geográfica de las especies/ecosistemas: las relacionadas a modelos estadísticos de regresiones (Modelos Lineales Generalizados (GLM), Modelos Aditivos Generalizados (GAM)), los métodos de clasificación (*Random Forest* (RF), *Boosted regresión trees* (BRT)), los métodos de “sobre” (BIOCLIM, ENFA) y aquellos basados en algoritmos específicos (GARP, MAXENT) (Pliscoff y Fuentes-Castillo 2011). Además, se puede incluir los programas que utilizan ensambles de técnicas para obtener modelos de consenso, buscando disminuir los sesgos y limitaciones propias del uso en forma individual de las técnicas estadísticas mencionadas (Pliscoff y Fuentes-Castillo 2011).

2.7.1 Modelos estadísticos de regresión

Los métodos basados en regresiones múltiples han sido los más utilizados para modelar (Guisan *et al.* 2002) puesto que permiten establecer de forma clara el modelo estadístico que describe la relación entre variables descriptivas y la presencia conocida de las especies/ecosistemas (Pliscoff y Fuentes-Castillo 2011). Al ser evaluadas, han sido las de mejor resultado en la proyección sobre el espacio geográfico del modelo final (Elith *et al.* 2006).

Los Modelos Lineales Generalizados (GLM por sus siglas en inglés) ajustan términos paramétricos, usualmente algunas combinaciones de términos lineares, cuadráticos o cúbicos (Elith *et al.* 2006), mientras que los Modelos Aditivos Generalizados (GAM por sus siglas en inglés) son modelos de regresión semi-paramétrica en donde las curvas de respuesta son estimadas mediante funciones suavizadas, permitiendo un amplio rango de curvas de respuesta para ser ajustadas (Maggini *et al.* 2006). El uso de GAMs es considerado como un gran progreso desde que las especies solo raramente presentan curvas lineares de respuesta o en forma de campana a lo largo de gradientes ambientales (Austin 2002).

3 BIBLIOGRAFÍA

- Austin, M. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157:101-118.
- Bach, K; Schawe, M; Beck, S; Gerold, G; Gradstein, S; Moraes, M. 2003. Vegetación, suelos y clima en los diferentes pisos altitudinales de un bosque montano de Yungas, Bolivia: Primeros resultados. *Ecología en Bolivia* 38(1):3-14.
- Bermúdez, M; Sanchez, J. 2000. Identificación de vacíos de información botánica en Centroamérica. Turrialba, CR, WWF, Museo Nacional de Costa Rica. 94 p. (Serie Técnica N°4).
- Bernard, F; de Groot, R; Campos, J. 2009. Valuation of tropical forest services and mechanisms to finance their conservation and sustainable use: A case study of Tapantí National Park, Costa Rica. *Forest Policy and Economics* 11:174-183.
- Berry, P. 2002. Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura. *In* Guariguata, M; Kattan, G. eds. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Cartago, CR, LUR. 83-96 p.
- Bravo-Nuñez, E. 1991. Sobre la cuantificación de la diversidad ecológica. *Hidrobiológica* 1(1):87-93.
- Bruijnzeel, L; Veneklaas, E. 1999. Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet. *Ecology* 79(1):3-9.
- Bush, M; Hooghiemstra, H. 2005. Tropical biotic responses to climate change. *In* Lovejoy, T; Hannah, L. eds. *Climate change and biodiversity*. London, UK, Yale University Press. 125-141 p.
- Cifuentes, M. 2009. ABC del cambio climático en Mesoamérica. Barva de Heredia, CR, CATIE. 54 p.
- Clark, DA; Clark, DB; Sandoval, R; Castro, M. 1995. Edaphic and Human Effects on Landscape-Scale Distributions of Tropical Rain Forest Palms. *Ecology* 76(8):2581-2594.
- Colwell, R; Brehm, G; Cardelús, C; Gilman, A; Longino, J. 2008. Global Warming, Elevational Range Shifts, and Lowland Biotic Attrition in the Wet Tropics. *Science* 322:258-260.
- Condit, R; Hubbell, S; Foster, R. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65(4):419-439.

- _____. Pitman, N; Leigh Jr, E; Chave, J; Terborgh, J; Foster, R; Nuñez, P; Aguilar, S; Valencia, R; Villa, G; Muller-Landau, H; Losos, E; Hubbell, S. 2002. Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. *Science* 295:666-668.
- Delgado, D; Finegan, B; Zamora, N; Meir, P. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica: Cambios en la riqueza y composición de la vegetación. Turrialba, CR, CATIE. 55 p. (Serie Técnica. Informe Técnico no. 298).
- Diertl, K. 2010. Pflanzendiversität entlang eines Höhengradienten in den Anden Südecuadors. PhD dissertation, Erlangen-Nürnberg, DE. Friedrich-Alexander-Universität. 277 p.
- Duivenvoorden, JF. 1994. Vascular plant species in the rain forest of the middle Caquetá area, Colombian Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 3:685-715.
- Elith, J; Graham, C; Anderson, R; Dudýk, M; Ferrier, S; Guisan, A; Hijmans, RJ; Huettmann, F; Leathwick, J; Lehmann, A; Li, J; Lohmann, L; Loiselle, B; Manion, G; Moritz, C; Nakamura, M; Nakazawa, Y; Overton, J; Peterson, A; Phillips, SJ; Richardson, K; Scachetti-Pereira, R; Schapire, R; Soberón, J; Williams, S; Wisz, M; Zimmermann, N. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29:129-151.
- Feeley, K; Silman, M; Bush, M; Farfán, W; García, K; Malhi, Y; Meir, P; Salinas, M; Raurau, M; Saatchi, S. 2011. Upslope migration of andean trees. *Journal of Biogeography* (38):783-791.
- Finegan, B; Delgado, D. 2000. Structural and floristic heterogeneity in a 30 year-old Costa Rican rain forest restored on pasture through natural secondary sucesion. *Restoration Ecology*. 8(4):380-393.
- _____. Palacios, W; Zamora, N; Delgado, D. 2001. Ecosystem-level forest biodiversity and sustainability assessments for forest management. *In* Raison, R; Brown, A; Flinn, D. eds. *Criteria and indicators for sustainable forest management*. Viena, AT, IUFRO. 341-378 p.
- Ghazoul, J; Sheil, D. 2010. *Tropical rain forest, ecology, diversity and conservation*. New York, US. Oxford University Press. 516 p.
- Gentry, A. 1988. Changes in plant community diversity and florist composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* (75):1-34.
- Giorgi, F; Jones, C; Asrar, G. 2009. Addressing climate information needs at the regional level: the CORDEX framework. *WMO Bulletin* 58(3):175-183.

- Givnish, T. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology*. 87:193-210.
- Grubb, P. 1971. Interpretation of the 'Massenerhebung' Effect on Tropical Mountains. *Nature* 229:44-45.
- _____. 1977. Control of forest growth and distribution of wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 8:83-107.
- Guariguata, M. 2009. El manejo forestal en el contexto de la adaptación al cambio climático. *Revista de Estudios Sociales* (32):98-113.
- Guisan, A; Zimmermann, N. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* (135):147-186.
- _____. Edwards, J; Hastie, T. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distribution: Setting the scene. *Ecological Modelling* 157:89-100.
- _____. Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8:993-1009.
- Halffter, G; Moreno, C. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. In Halffter, G; Soberón, J; Koleff, P; Melic, A. eds. *Sobre diversidad biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Zaragoza, ES, SEA. 59-81 p.
- Hannah, L; Lovejoy, T; Scheider, S. 2005. Biodiversity and climate change in context. In Lovejoy, T; Hannah, L. eds. *Climate change and biodiversity*. London, UK, Yale University Press. 3-14 p.
- Hartshorn, G. 2002. Biogeografía de los bosques neotropicales. In Guariguata, M; Kattan, G. eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago, CR, LUR. 59-81 p.
- Holdridge, L. 2000. *Ecología basada en zonas de vida*. 5 rep. San José, CR, IICA. 216 p.
- Homeier, J; Breckle, S; Günter, S; Rollenbeck, R; Leuschner, C. 2010. Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich Ecuadorian montane rain forest. *Biotropica* 42(2):140-148.
- Huntley, B; Berry, P; Cramer, W; McDonald, A. 1995. Modelling present and present future ranges of some European higher plants using climate response surfaces. *Journal of Biogeography* (22):967-1001.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change, CH). 2000. IPCC special report: Emissions Scenarios. Summary of Policymakers. Geneva, CH. 20 p.

- _____. (Intergovernmental Panel on Climate Change, CH). 2007. Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. Ginebra, CH, IPCC. 104 p.
- Kappelle, M. 2001. Costa Rica. *In* Kappelle, M; Brown, A. eds. Bosques nublados del neotropico. Santo Domingo de Heredia, CR, INBio. 301-370 p.
- Karl, T; Trenberth, K. 2005. What is climate change? *In* Lovejoy, T; Hannah, L. eds. Climate change and biodiversity. London, UK, Yale University Press. 15-28 p.
- Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los trópicos. Trad. A. Carrillo. Eschborn, GE, GTZ. 335 p.
- Liebermann, D; Liebermann, M; Peralta, R; Hartshorn, G. 1996. Tropical forest structure and composition on a larger-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*. 84(2):137-152.
- Louman, B; Quirós, D; Nilson, M. 2001. Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central. Turrialba, CR, CATIE. 265 p. (Serie Técnica, Manual Técnico N° 46).
- _____. Fischlin, A; Glück, P; Innes, J; Lucier, A; Parrota, J; Santoso, H; Thompson, I; Wreford, A. 2009. Forest ecosystem services: a cornerstone for human well-being. *In* Seppälä, R; Buck, A; Katila, P. eds. Adaptation of forests and people to climate change: A Global assessment report. Helsinki, FI, IUFRO World Series. 15-27 p.
- Luna, I; Velásquez, A; Velásquez, E. 2001. México. *In* Kappelle, M; Brown, A. eds. Bosques nublados del neotropico. Santo Domingo de Heredia, CR, INBio. 183-229 p.
- Maggini, R; Lehmann, A; Zimmermann, N; Guisan, A. 2006. Improving generalized regression analysis for the spatial prediction of forest communities. *Journal of Biogeography* (33):1729-1749.
- Malhi, Y; Silman, M; Salinas, M; Bush, M; Meir, P; Saatchi, S. 2010. Elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology*. 16(12):3171-3175
- Martin, P; Fahey, T; Sherman, R. 2010. Vegetation zonation in a neotropical montane forest: environment, disturbance and ecotones. *Biotropica* 43(5):533-543.
- Matteucci, S; Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Washington, D.C, OEA. 168 p.

- McCain, C; Grytnes, J. 2010. Elevational gradients in species richness. Chichester, UK, John Wiley & Sons. 1-10.
- MEA (Millennium Ecosystem Assessment). 2005. Ecosystems and human well-being: current state and trends. Washington DC, US, Island Press. 920 p. (Millennium Ecosystem Assessment Series).
- Montagnini, F; Jordan, C. 2005. Tropical forest ecology: the basis for conservation and management. Berlín, DE, Springer. 295 p.
- Moreno, C. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis. Zaragoza, ES, SEA. 84 p.
- Mostacedo, B; Fredericksen, T. 2000. Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal. Santa Cruz de la Sierra, BO, BOLFOR. 87p.
- _____. Balcázar, J; Montero, J. 2006. Tipos de bosque, diversidad y composición florística en la amazonía sudeste de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 41(2):99-116.
- Murrieta, E; Finegan, B; Delgado, D; Villalobos, R; Campos, J. 2007. Identificación y caracterización florística de bosques naturales en el Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca, Costa Rica. *Recursos Naturales y Ambiente* (51-52):57-68.
- Noss, R; Cooperider, A. 1994. Saving nature's legacy: protecting and restoring biodiversity. Washington, Island Press. 421 p.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37:637-669.
- Pla, L; Matteucci, S. 2001. Intervalos de confianza bootstrap del índice de biodiversidad de Shannon. *Revista de la Facultad de Agronomía Universidad de Zulia* 18(3):222-234.
- Pliscoff, P; Fuentes-Castillo, T. 2011. Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande* 48:61-79.
- Prentice, I; Cramer, W; Harrison, S; Leemans, R; Monserud, R; Solomon, A. 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography* 19:117-134.
- Rahbeck, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18(2):200-205.
- Raper, S; Giorgi, F. 2005. Climate change projections and models. In Lovejoy, T; Hannah, L. eds. *Climate change and biodiversity*. London, UK, Yale University Press. 199-210 p.

- Sánchez, P. 1981. Suelos del trópico: características y manejo. San José, CR., IICA. 660 p.
- Sanders, N. 2002. Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography* 25:25-32.
- Scatena, F. 2002. El bosque neotropical desde una perspectiva jerárquica. *In* Guariguata, M; Kattan, G. eds. *Ecología y conservación de bosques tropicales* Cartago, CR, LUR. 24-41 p.
- Sesnie, S; Finegan, B; Gessler, P; Ramos, Z. 2009. Landscape-scale environmental and floristic variation in Costa Rican old growth rain forest remnants. *Biotropica* 41(1):16-26.
- Sherman, R; Martin, P; Fahey, T. 2005. Vegetation-environment relationships in forest ecosystems of the Cordillera Central, Dominican Republic. *Journal of the Torrey Botanical Society* 132(2):293-310.
- Silver, W; Marín-Spiotta, E; Lugo, A. 2001. El Caribe. *In* Kappelle, M; Brown, A. eds. *Bosques nublados del neotrópico*. Santo Domingo de Heredia, CR, INBio. 156-181 p.
- SINAC (Sistema Nacional de Áreas de Conservación, CR). 2008. Análisis de vacíos de conservación en Costa Rica. Acciones estratégicas para el cumplimiento de las metas para la conservación de la biodiversidad continental en Costa Rica. San José, CR, SINAC. 138 p.
- Ter Steege, H; Pitman, N; Sabatier, D; Castellanos, H; Van der Hout, P; Daly, D; Silveira, M; Phillips, O; Vasquez, R; Van Andel, T; Duivenvoorden, J; De Oliveira, A; Ek, R; Lilwah, R; Thomas, R; Van Essen, J; Vaider, C; Maas, P; Mori, S; Terborgh, J; Nuñez Vargas, P; Mogollón, H; Morawetz, W. 2003. A spatial model of tree a-diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12:2255-2277.
- Thuiller, W; Lavorel, S; Sykes, M; Araújo, M. 2006. Using niche-based modelling to assess the impact of climate change on tree functional diversity in Europe. *Diversity and Distributions* 12:49-60.
- Townsend, P; Tian, H; Martínez-Meyer, E; Soberón, J; Sanchez-Cordero, V; Huntley, B. 2005. Modelling distributional shifts of individual species and biomes. *In* Lovejoy, T; Hannah, L. eds. *Climate change and biodiversity*. London, UK, Yale University. 211-228 p.

- UNFCCC (United Nations Framework Convention on Climate Change). 1992. (en línea). Consultado 12 Dic. 2011. Disponible en http://unfccc.int/resource/docs/convkp/conven_g.pdf.
- Valencia, R; Balslev, H; Paz y Miño, G. 1994. High tree-alpha diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3:21-28.
- Van Zonneveld, M; Koskela, J; Vicenti, B; Jarvis, A. 2009. Impact of climate change on the distribution of tropical pines in Southeast Asia. *Unasylva* 60:24-29.
- Waide, R; Lugo, A. 1992. A research perspective on disturbance and recovery of a tropical montane forest. *In* Goldammer, J. ed. *Tropical forests in transition. Ecology of natural and anthropogenic disturbance processes*. Berlin, DE, Birkhäuser. 173-190 p.
- _____. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* 42(2):207-264.
- Wittaker, R. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21(2/3):213-251.
- Yee, T; Mitchell, N. 1991. Generalized additive models in plant ecology. *Journal of Vegetation Science* (2):587-602.

4 ARTÍCULOS DE INVESTIGACIÓN

ARTÍCULO 1. DETERMINACIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE TIPOS DE BOSQUE EN EL GRADIENTE ALTITUDINAL “CARIBE-VILLA MILLS”: ESPECIES Y FACTORES AMBIENTALES

RESUMEN

El presente estudio se enfocó en la identificación y caracterización de tipos de bosque tropical a lo largo de un gradiente altitudinal en Costa Rica y su relación con factores ambientales. El gradiente altitudinal denominado “Caribe-Villa Mills” se ubica en la vertiente atlántica de la cordillera de Talamanca, entre los ríos Reventazón y Matina y se extiende desde los 430 m.s.n.m en el Parque Nacional Barbilla hasta los 2950 m.s.n.m en la Reserva Forestal Río Macho. Se establecieron 32 parcelas de muestreo de 0,25 hectáreas a lo largo del gradiente para caracterizar árboles, helechos y palmas ≥ 10 cm de diámetro; también se censó lianas ≥ 2 cm de diámetro. Se tomaron muestras de suelo por cada parcela y se obtuvo variables bioclimáticas de temperatura y precipitación provenientes de la base de datos de clima mundial *WorldClim* para relacionar las variables climáticas y edáficas con los tipos de bosque. Se identificó más de 400 especies de árboles, helechos y palmas en el gradiente y alrededor de 80 morfoespecies de lianas. A través de análisis multivariados se identificaron cuatro tipos de bosque nombrados de acuerdo a sus especies indicadoras: 1) Bosque de *Socratea exorrhiza*, *Protium ravenii* y *Miquartia guianensis*; 2) Bosque de *Perrottetia sessiliflora*, *Tetrorchidium euriphyllum* y *Psychotria berteriana*; 3) Bosque de *Pouteria reticulata*, *Ilex lamprophylla* y *Oreomunnea mexicana*; 4) Bosque de *Quercus bumelioides*, *Weinmannia pinnata*, y *Ocotea austini*. El bosque 1 (Bosque Tropical) que corresponde a la parte inferior del gradiente altitudinal presentó mayor diversidad de especies mientras que el bosque 4 (Bosque Montano) correspondiente a la parte superior del gradiente presentó la menor diversidad de especies. Las lianas presentan un patrón decreciente de estructura diamétrica en función de la altitud. Las relaciones significativas de la composición de especies con las variables climáticas de precipitación, temperatura y variables físico-químicas del suelo (correlaciones de Mantel) y el elevado porcentaje de varianza explicada por el componente climático, indican que la composición está determinada por diferencias edáficas y ambientales ligadas al gradiente altitudinal, apoyando la teoría de ensamblaje por nicho como el principal mecanismo para el

recambio de especies y el mantenimiento de la diversidad beta en el gradiente, dejando en un segundo plano a la teoría de limitación por dispersión. El tipo de bosque 2 (Bosque Premontano) identificado en el gradiente se localiza en una zona donde los procesos antrópicos han producido cambios sustanciales en el paisaje debido a que esta área no se encuentra dentro de una categoría de protección que controle dichos efectos, por lo que se recomienda realizar estudios para determinar su estado de conservación y en este sentido tomar decisiones a nivel de gestión territorial para su conservación.

Palabras Clave: Bosque Tropical; Tipos de Bosque; Gradiente Altitudinal; Ecología; Costa Rica

1 INTRODUCCIÓN

A nivel global los bosques tropicales son los más importantes del mundo por su gran influencia sobre los patrones globales de biodiversidad, la complejidad ecológica de sus ecosistemas, la productividad y los ciclos biogeoquímicos (Malhi *et al.* 2010). Por otra parte, la gran diversidad de especies en bosques tropicales es un sinónimo de bajas densidades poblacionales (Pimm y Gittleman 1996) con presencia de muchas especies “raras” como lo evidencian estudios tales como el de Faber-Langendoen y Gentry (1991), Valencia *et al.* (1994) en bosques tropicales amazónicos. Por tanto se hace claramente necesario mejorar la información acerca de patrones de distribución y diversidad de plantas a la hora de tomar decisiones para conservación (Gentry 1992, Condit *et al.* 2002).

El número de especies leñosas en bosques tropicales tiende a incrementarse con la precipitación, fertilidad del suelo, y tiende a decrecer con la estacionalidad, latitud y altitud (Gentry 1988, Givnish 1999). A ello se le debe sumar los patrones de perturbación natural y antropogénicos y a los patrones de regeneración (Primack 1993). Para entender la ecología de los ecosistemas se debe considerar tales gradientes ambientales en los trópicos y su importancia en función de evidenciar la tolerancia ambiental de los organismos (Guariguata y Kattan 2002, Malhi *et al.* 2010).

La caracterización florística y entender cómo interactúan los factores ambientales y geográficos en un paso clave para comprender el proceso de recambio de especies en

comunidades vegetales y su distribución espacial y temporal (Matteucci y Colma 1982). Los procesos de recambio se pueden ver reflejados en la adaptación de las especies a diferentes condiciones de heterogeneidad ambiental (ensamblaje de nicho) o los efectos de la distancia geográfica (ensamblaje por dispersión) (Potts *et al.* 2002, Condit *et al.* 2002). En este sentido, la caracterización e identificación de tipos de bosque producto de la interacción de factores antes mencionados nos permitirá diseñar estrategias de conservación dirigidas a mantener áreas que tomen en cuenta la preservación tanto de la riqueza de especies como de los procesos bióticos (Smith *et al.* 1996).

Los bosques tropicales de montaña, considerados todos aquellos por sobre los 500 m de altitud (Kapelle 2001, Körner 2007) muestran altos grados de diversidad beta, a la inversa de las tierras bajas, y un alto recambio de especies dentro de un sitio a otro debido en parte a la heterogeneidad de hábitats (Churchill *et al.* 1995). Varios autores sugieren que factores ambientales como temperatura y baja nubosidad son los principales responsables de la estructura y composición florística (Grubb 1977, Bruijnzeel y Veneklaas 1998), influyendo además en el ciclaje de nutrientes del suelo con la consecuente limitación de la productividad (Tanner *et al.* 1998, Wilcke *et al.* 2008b). Por otra parte, la ocurrencia de una alta diversidad de especies en rangos cortos de elevación, combinada con distancias cortas de migración hace que sean extremadamente sensibles a cambios en el clima (Bush *et al.* 2011). Así, los bosques tropicales de montaña, distribuidos a lo largo de un gradiente altitudinal se constituyen como laboratorios para evaluar la respuesta ecológica y biótica a influencias geofísicas como la baja temperatura (Körner 2007, Malhi *et al.* 2010).

A pesar de los múltiples servicios ecosistémicos que proveen los bosques tropicales de montaña, continúan enfrentando severas amenazas por efecto de actividades antrópicas tales como agricultura, deforestación, y expansión urbana, disminuyendo su funcionalidad, por lo que se hace necesario mejorar el entendimiento sobre la distribución de especies en los ensambles ecológicos en función de su conservación (Martin *et al.* 2010).

En este sentido, los objetivos de este estudio son: i) identificar tipos de bosque dentro del gradiente altitudinal según su composición florística; ii) caracterizar cada tipo de bosque identificado de acuerdo a su composición, estructura y riqueza, y iii) determinar las relaciones existentes entre la composición de especies de cada tipo de bosque y los factores

determinantes del ambiente y la distancia geográfica para conocer los patrones espaciales de diversidad de especies en el área.

2 ÁREA DE ESTUDIO

La presente investigación se llevó a cabo a lo largo del gradiente altitudinal denominado “Caribe-Villa Mills” sobre la vertiente atlántica de la cordillera de Talamanca, Costa Rica. Pertenece al régimen de precipitación Caribe y a la región climática Caribe Sur (IMN 2012). Presenta una orientación nor oriente - sur occidente y se encuentra delimitado al norte por el río Reventazón, al sur por el río Matina, y por la divisoria de aguas continental al sur occidente (Figura 1.1). Tiene un área de 227.674 hectáreas, abarcando un gradiente altitudinal que va desde los 400 msnm en el Parque Nacional Barbilla (SINAC 2011) hasta los 2900 msnm en Villa Mills (Venegas y Camacho 2001). El clima de la zona de acuerdo a los datos de WorldClim presenta precipitaciones medias anuales que van desde los 2000 mm hasta 4000 mm en el Parque Nacional Tapantí- Macizo Cerro de la Muerte, y temperaturas medias anuales que van desde los 24,4 °C en la parte baja del gradiente, hasta los 10 °C en el Cerro de la Muerte (<http://www.worldclim.org/>).

La cordillera de Talamanca es la más alta de América Central, llegando hasta los 3820 m.s.n.m en el cerro Chirripó. Esta cordillera es de origen volcánico y se formó en la era Cenozoica (Berner 1992). Actualmente presenta una estructura con cumbres alargadas de crestas escarpadas y laderas largas y rectas (Berner 1992).

Los suelos de la cordillera son predominantemente Ultisoles, pertenecientes al suborden Humult, e Inceptisoles pertenecientes a los subórdenes Tropept, Aquept y Andept (ITCR 2008). A elevaciones superiores se encuentra suelos de tipo Andisol según la nomenclatura de la USDA (Berner 1992). Blaser y Camacho (1991) caracterizaron suelos predominantemente como Distrandepts y en menor medida Placandeps.

Los ríos de la ladera Atlántica de la cordillera fluyen hacia el mar Caribe. Entre los principales ríos que se encuentran en el área de estudio tenemos el río Barbilla y el río Dantas en el Parque Nacional Barbilla, más de 150 ríos se originan en el Parque Nacional Tapantí-Macizo cerro de la Muerte (Bernard *et al.* 2009).

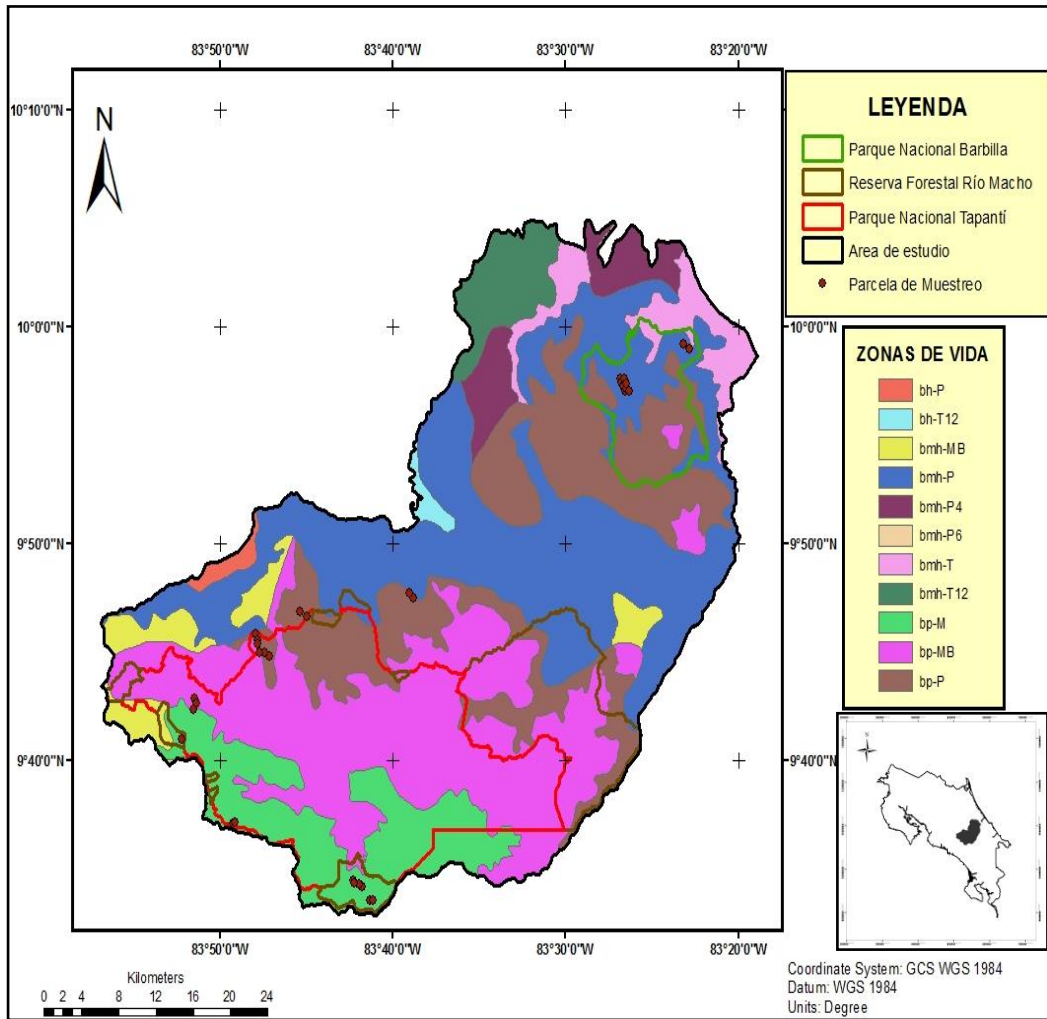


Figura 1.1. Ubicación de las 32 parcelas de muestreo (0,25 ha) en el gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills (Zonas de Vida: bosque húmedo Montano Bajo bh-MB; bosque húmedo premontano transición a basal bh-P6; bosque muy húmedo Montano Bajo bmh-MB; bosque muy húmedo Premontano bmh-P; bosque muy húmedo Premontano transición a Pluvial bmh-P4; bosque muy húmedo Tropical bmh-T; bosque muy húmedo Tropical, transición Premontano bmh-T12; bosque pluvial Montano bp-M; bosque pluvial Montano Bajo bp-MB; bosque pluvial Premontano bp-P; paramo pluvial Sub Alpino pp-SA).

Las áreas de conservación que se encuentran dentro del área de estudio se presentan en el siguiente cuadro:

Cuadro 1.1. Áreas de conservación ubicadas en el gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills.

Área de Conservación	Figura de Protección	
ACCVC (Área de Conservación Cordillera Volcánica Central)	Reserva Indígena	Zona de Protección
	Alto Chirripó	Cuenca del Rio Tuis
	Nairi Awari	
ACLA-C (Área de Conservación La Amistad Caribe)	Parque Nacional	Reserva Forestal Rio Pacuare
	Barbilla	
ACLA-P (Área de Conservación La Amistad Pacífico)	Parque Nacional Tapanti-Macizo Cerro de la Muerte	Reserva Forestal Rio Macho

Fuente: ITCR 2008

La composición florística de la cordillera es muy compleja y diversa debido a sus grandes rangos altitudinales y climáticos (Zamora *et al.* 2004). De acuerdo a las zonas de vida de Holdridge se puede evidenciar varios patrones de vegetación relacionados con dicho sistema, desde bosque muy húmedo tropical, con vegetación de tierras bajas, siguiendo por bosque pluvial premontano y bosque pluvial montano bajo con elementos florísticos típicamente montanos, bosque pluvial montano y páramo subalpino (Holdridge 2000). Los bosques de la vertiente caribeña de la cordillera han sido poco estudiados debido a dificultades de acceso y problemas legales con territorios indígenas que ocupan el área (Zamora *et al.* 2004). Blaser y Camacho (1991) manifiestan que de acuerdo al sistema de Holdridge, en altitudes de 800 a 1800 m de altitud, la cordillera presenta bosques siempreverdes con alta riqueza de especies y alta frecuencia de palmas y helechos. Entre 1800 y 2500 m presenta una reducción de especies, pero una mayor dominancia y abundancia de árboles del género *Quercus* y otros géneros como *Ilex* y *Magnolia*, con escasa presencia de palmas (Blaser y Camacho; Orozco 1991, Kappelle *et al.* 1995). Finalmente, entre 2500 y 3200 m el bosque sigue siendo dominado por el género *Quercus*, acompañado de árboles del genero *Schefflera* y árboles de dosel medio de los géneros *Rhamnus*, *Miconia*, *Zanthoxylum*, *Drimys*, pero con la presencia en el sotobosque de *Chusquea* spp. (Kappelle *et al.* 1995).

En la cordillera de Talamanca existe la presencia de las etnias Cabecar y Bribri, los cuales son las tribus que mejor han conservado los bosques en los territorios donde habitan (Ferran *et al.* 1995).

3 METODOLOGÍA

3.1 Muestreo de campo

Se establecieron parcelas permanentes de muestreo (PPM) y temporales a lo largo del gradiente altitudinal. Para el diseño de muestreo se estratificó el gradiente en cuatro zonas de vida: bosque muy húmedo Premontano entre 300 a 900 m.s.n.m, bosque pluvial Premontano desde 900 hasta 1600 m.s.n.m, bosque pluvial Montano Bajo desde 1600 a 2300 m.s.n.m y bosque pluvial Montano desde 2300 hasta 2800 m.s.n.m (ITCR 2004). En cada una de las zonas de vida se seleccionó sitios con bosque primario no intervenido, instalándose 20 parcelas permanentes, seis parcelas temporales y complementándose el estudio con seis parcelas permanentes instaladas por Zamora (2010), para un total de 32 unidades de muestreo (anexo 1).

La instalación de parcelas y el levantamiento de la información se efectuó de acuerdo a la metodología empleada para estudios florísticos similares (Sesnie *et al.* 2009, Chain *et al.* 2012). En cada uno de los sitios de bosque seleccionados se estableció parcelas de 50m x 50m (0,25 ha), subdivididas en cuatro cuadrantes de 12,5 x 12,5 m, en donde se evaluó todos los árboles, palmas y helechos con dap \geq 10 cm, medidos a 1,30 m de altura del suelo. En el caso de las lianas se utilizó el protocolo propuesto por Gerwing *et al.* (2006) tomando el diámetro del tallo mayor a dos centímetros, a una distancia de 130 cm desde el nivel de enraizamiento en el suelo de acuerdo a los casos referidos en el Anexo 2.

La distancia entre parcelas fue de al menos 300 m, evitando condiciones atípicas del terreno para la instalación como son: áreas anegadas y áreas donde se evidencie un menor o mayor desarrollo del bosque (Sesnie *et al.* 2009). Así mismo, se excluyó bosques ribereños ubicando las parcelas a una distancia mayor a 50 m de los cursos de agua y se instaló todas las parcelas en laderas para estandarizar la topografía, pero considerando una pendiente máxima de 100% (45°) para evitar futuras afectaciones por derrumbes o deslizamientos.

La identificación botánica se realizó con la ayuda de Vicente Herra, parataxónomo calificado del CATIE hasta nivel de especie y morfoespecie directamente en campo; para todos aquellos individuos que no pudieron ser identificados en el campo, o cuya identificación resultó compleja (Fabaceae, Lauraceae, Myrtaceae) se colectó una muestra botánica para su

análisis e identificación por parte de Nelson Zamora, botánico del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Costa Rica.

3.2 Variables ambientales y de suelo

Dentro de cada parcela se colectaron muestras de suelo adaptando la metodología empleada por Sesnie *et al.* (2009), tomando cinco muestras dentro de cada parcela de 50 m x 50 m, una por cada subcuadrante y en el centro de la parcela, a una profundidad de 30 cm, eliminando la hojarasca de la superficie. Se entremezcló las cinco muestras para homogeneizarlas y finalmente se obtuvo una muestra compuesta por parcela. Además se midió la profundidad del suelo con una varilla metálica de 1,10 m de largo en cada uno de los 5 sitios de muestreo de suelo (Sesnie *et al.* 2009) y se determinó la profundidad en cuatro categorías: 1) profundo > 90 cm; 2) moderadamente profundo 50-90 cm; 3) superficial 25-50 cm; 4) muy superficial < 25 cm (Suárez de Castro 1979). Otras variables consideradas fueron la pendiente (grados de inclinación) del terreno que se midió en 5 puntos de cada parcela con un clinómetro para obtener un promedio para la parcela, y la altitud (msnm) medida con un altímetro.

En el Laboratorio de la Universidad de Costa Rica (CIA) se realizaron los análisis de textura, obtenida por medio del método del Hidrómetro de Bouyoucos, y el de química sencilla, que arrojó datos de pH, acidez, Calcio (Ca), Magnesio (Mg), Potasio (K), Fósforo (P), Zinc (Zn), Cobre (Cu), Hierro (Fe), Manganeseo (Mn), porcentaje de Carbono y Nitrógeno totales y porcentaje de MO. El pH se determinó en agua; la acidez, Ca y Mg se obtuvieron a través de la extracción en Cloruro de Potasio 1M; el K, P, Zn, Cu, Mn y Fe se obtuvieron por extracción en Olsen modificado pH 8,5; y el porcentaje de C y N se determinaron con el autoanalizador de C/N por combustión seca.

Las variables climáticas de temperatura y precipitación se tomaron a partir de capas digitales provenientes de WorldClim (<http://www.worldclim.org>), un grupo de capas de clima global promedio para el periodo 1950-2000, con una resolución espacial de un kilómetro cuadrado, equivalente a 30 arco-segundos (Hijmans *et al.* 2005). Se emplearon once variables bioclimáticas para temperatura, ocho para precipitación y la variable bioclimática de evapotranspiración real suministrada por Imbach *et al.* (2010) (Cuadro 1.2). A cada parcela de muestreo se asignó los valores de las variables climáticas de acuerdo al valor del pixel

correspondiente a las coordenadas centrales de la parcela, para cada capa de clima. El manejo de las capas de información climática se realizó a través del programa ArcGis 10.0.

Cuadro 1.2. Variables climáticas evaluadas para explicar la riqueza, abundancia y composición de especies arbóreas.

Variable WorldClim	Abreviatura	Descripción
Bio_1	Tma	Temperatura media anual
Bio_2	Tmrd	Rango medio diario (media mensual (t° máx.- t° min.))
Bio_3	Ti	Isotermalidad (Tmrd/Tra) (* 100)
Bio_4	Te	Temperatura Estacional (desviación estándar *100)
Bio_5	Txcm	Temperatura máxima del mes más cálido
Bio_6	Tnfm	Temperatura mínima del mes más frío
Bio_7	Tra	Rango de Temperatura Anual (Txcm - Tnfm)
Bio_8	Tmht	Temperatura media del trimestre más húmedo
Bio_9	Tmst	Temperatura media del trimestre más seco
Bio_10	Tmct	Temperatura media del trimestre más cálido
Bio_11	Tmft	Temperatura media del trimestre más frío
Bio_12	Pa	Precipitación anual
Bio_13	Phm	Precipitación del mes más húmedo
Bio_14	Psm	Precipitación del mes más seco
Bio_15	Pe	Precipitación estacional (Coeficiente de Variación)
Bio_16	Pht	Precipitación del trimestre más húmedo
Bio_17	Pst	Precipitación del trimestre más seco
Bio_18	Pct	Precipitación del trimestre más cálido
Bio_19	Pft	Precipitación del trimestre más frío
	Evapot*	Evapotranspiración real

Fuente: Hijmans *et al.* (2011); *Evapotranspiración real: Imbach *et al.* (2010).

3.3 Análisis de datos

3.3.1 Identificación de tipos de bosque

La identificación de tipos de bosque se realizó basándose en la metodología empleada por varias investigaciones desarrolladas por la Cátedra de Ecología en el Manejo de Bosques Tropicales del CATIE (Ramos y Finegan 2006; Murrieta *et al.* 2007; Sánchez *et al.* 2007; Chain 2012). Para este análisis se consideró las 32 parcelas muestreadas, tomándose en cuenta solo los registros de árboles, palmas y helechos con dap \geq 10 cm. Se excluyó las lianas del análisis de tipos de bosque en particular debido a que las identificaciones botánicas no se completaron. Para agrupar las parcelas según su similaridad se calculó el Índice de Valor de Importancia (IVI) (Lamprecht 1990), mediante la suma de la abundancia relativa (número de

individuos por parcela), dominancia relativa (área basal) y frecuencia relativa (parcelas en las que las especies estuvieron presentes) para cada especie en cada parcela, y se creó una matriz con los valores de IVI de las especies presentes en cada parcela. Con los datos obtenidos se realizó un análisis de conglomerados para la identificación exploratoria de los tipos de bosque, utilizando como medida de agrupamiento Ward y medida de distancia Bray-Curtis para matrices con abundantes valores de cero.

A continuación se realizó el análisis de especies indicadoras (Dufrene y Legendre 1997) para validar los tipos de bosque identificados. Este análisis determina las especies que diferencian a cada tipo de bosque y apoya la definición del número óptimo de grupos formados, en base al agrupamiento que reúna la mayor cantidad de especies indicadoras y con un valor de p promedio más bajo.

Se realizó el análisis de similitud ANOSIM utilizando como medida de disimilitud Bray-Curtis y un total de 1000 permutaciones. ANOSIM es una analogía de un análisis de varianza unifactorial basado sobre datos multiespecíficos usado para verificar diferencias estadísticas entre dos o más unidades muestrales (Clarke 1993; Chapman y Underwood 1999).

Las interrelaciones existentes entre las parcelas de muestreo y las especies más importantes se establecieron mediante el método de ordenación NMS (*Nonmetric Multidimensional Scaling*), para observar la distribución de las especies y las parcelas en las que son registradas. Los resultados se muestran en un gráfico donde se evidencia la tendencia de agrupamiento de las parcelas más similares y las especies más importantes dentro de estas.

El análisis de conglomerados se realizó mediante el software InfoStat 2011 (Di Rienzo *et al.* 2011), mientras que los análisis de especies indicadoras, ANOSIM, y NMS se realizaron mediante el software Qeco (Di Rienzo *et al.* 2010) escogiendo como medida de distancia Bray-Curtis. El análisis de especies indicadoras se realizó en el entorno de R (R 2008) usando la librería “indicspecies” (Cáceres y Legendre 2009).

3.3.2 Estructura, riqueza y diversidad taxonómica de los bosques

Los tipos de bosque se caracterizaron a nivel de composición, estructura y diversidad de especies. Cada tipo de bosque fue nombrado usando los resultados del análisis de especies

indicadoras (Duffrene y Legendre 1997), tomando aquellas con mayor valor indicador (VI) y con valor $p < 0,05$.

Para cada parcela se calculó los siguientes parámetros estructurales: abundancia (número de individuos/ha) área basal (m^2/ha), distribución de individuos y área basal por clases diamétricas para el total de especies. También se calculó la riqueza (número total de especies) y los índices de diversidad de Shannon y Simpson.

La comparación de bosques se realizó mediante un análisis de varianza univariado (ANOVA), usando como réplicas las parcelas y probando los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas para cada uno de los datos. Se realizó los análisis tanto de composición, diversidad y estructura para el total de especies.

El modelo general para la comparación de bosques se describe de la siguiente manera:

$$Y_{ij} = \mu + B_i + \epsilon_{ij}$$

donde Y_{ij} = variable dependiente o respuesta (variable de diversidad o de estructura)

μ = media general

B_i = efecto del i -ésimo tipo de bosque

ϵ_{ij} = error experimental que se supone $N(0, \sigma^2)$

De igual manera se construyeron curvas de rarefacción de especies a través del software EstimateS v 8.2 (Colwell 2009) que permitió obtener el número de especies esperada por esfuerzo de muestreo. Así mismo se crearon curvas de rango abundancia o dominancia por tipo de bosque para evaluar la estructura de las comunidades. Se generaron cinco modelos por tipo de bosque, seleccionándose el de mejor ajuste por su bajo valor de Akaike's Information Criterion (AIC) y Bayesian's Information Criterion (BIC) (Oksanen *et al.* 2013).

Con las lianas no se pudo establecer análisis a nivel de riqueza y diversidad puesto que las identificaciones botánicas no se completaron. Sin embargo, se realizó la descripción de estructura de la comunidad de lianas en el gradiente, mediante el cálculo de abundancia (número de individuos/parcela) y área basal ($cm^2/parcela$) por tipo de bosque, además de la distribución del número de individuos y área basal por clases diamétricas. El análisis estructural de área basal por tipo de bosque se realizó a través de la prueba no paramétrica de

Kruskall-Wallis al no cumplirse los supuestos de homogeneidad de varianza y normalidad de los datos. La comparación del número de individuos por clases diamétricas por tipo de bosque en particular se realizó usando modelos lineales generalizados y mixtos, pertenecientes a la familia *Poisson*, mediante pruebas de hipótesis secuenciales para los efectos fijos por tipo de bosque.

La relación de la comunidad de lianas con los factores edáficos y climáticos se estableció mediante regresiones lineales usando como variable respuesta el número de individuos y el área basal total de lianas por parcela. Se realizó la regresión por grupo de variables ambientales (suelo y clima por separado) y mediante *Forward Selection* el modelo retuvo las variables ambientales más relacionadas con la comunidad de lianas.

Todos los análisis de estructura, riqueza y diversidad taxonómica descritos para árboles y lianas se realizaron mediante el software Info Stat (Di Rienzo *et al.* 2011). Las curvas de rango abundancia se realizaron en el entorno de R (R 2008), usando la librería “vegan”(Oksanen *et al.* 2013).

3.3.3 Composición florística y su relación con factores ambientales

Para determinar si existen relaciones significativas entre el suelo, clima y la elevación se realizó pruebas de correlación de Pearson (r de Pearson), con un grado de significancia de ($P < 0.05$) de acuerdo a la metodología empleada por Sesnie *et al.* (2009). También se realizó análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés) para las variables de clima y suelo para conocer los gradientes principales de estos componentes ambientales.

La relación entre la composición de los bosques y los factores ambientales se evaluó mediante correlaciones de matrices de distancia. Las pruebas de correlación de Mantel (r de Mantel) entre las matrices de distancia determina la correlación entre la similitud de especies y las distancias ambientales. El estadístico r de Mantel tiene valores entre -1 y 1 y se comporta como un coeficiente de correlación (Legendre y Fortin 1999; López y Olano 2006). Para ello se generaron 3 matrices de distancia de composición a partir de las abundancias de las especies: una matriz para el total de especies de árboles, palmas y helechos, otra matriz para árboles y helechos, y finalmente una matriz para árboles, todas utilizando como medida de distancia Bray-Curtis. Se generaron además matrices de distancia Euclídea ambientales, una

para cada grupo de variables de suelo y clima y una matriz de distancia geográfica, a partir de las coordenadas geográficas de las parcelas.

Para determinar el grado de autocorrelación espacial entre la composición florística, las variables ambientales y la distancia geográfica se realizó correlogramas de Mantel de acuerdo a la metodología empleada en los estudios de Sesnie *et al.* (2009); Chain *et al.* (2012). Un correlograma es una función de estructura que nos permite cuantificar la dependencia espacial de los datos, y repartirla entre clases de distancia (López y Olano 2006). Los coeficientes de correlación de Mantel se compararon entre clases de distancia para determinar el nivel de autocorrelación espacial entre las variables mientras se incrementa la distancia entre parcelas. Las clases de distancia se establecieron entre 0-0.3 km hasta 60-62 km, tomando en cuenta la mínima distancia entre parcelas y la máxima distancia encontrada entre pares de parcelas, con un intervalo corto de 0.3 km y luego en intervalos más grandes de 3 y 4 km.

El PCA y las pruebas de correlación de Pearson se realizaron mediante el software InfoStat 2011. Las matrices de distancia de composición y ambientales se generaron en el entorno de R (R 2008) usando las librerías “vegan” (Oksanen *et al.* 2013) y “permute” (Simpson 2012), para los coeficientes de correlación de Mantel se usó la librería “ecodist” (Goslee y Urban 2007) y para los correlogramas de Mantel se usó “multtest” (Pollard *et al.* s.f.).

Adicionalmente se realizó el análisis de partición de varianza (VARPART por sus siglas en inglés) (Borcard et al 1992; Legendre 2008) con el fin de descomponer la variación encontrada en la composición de especies como una función de un conjunto de variables ambientales o espaciales, de tal manera que uno puede calcular la cantidad de variación que es explicada por las variables ambientales tales como suelo, clima, altitud y espacio; conocer qué cantidad de esta variación ambientalmente explicada está espacialmente estructurada, y cuánto permanece inexplicado (Legendre *et al.* 2005). De acuerdo a la metodología empleada por Chain (2012), el procedimiento se detalla a continuación:

- Se utilizó las tres matrices de distancia de composición de especies calculadas usando abundancias (todas las especies; árboles+helechos y solo árboles), con la variante de que en cada una de estas matrices se excluyó todas las especies presentes en una sola parcela.

- Se realizó la transformación de Hellinger a las matrices de composición (abundancias de las especies) para disminuir el peso de las especies más abundantes en el análisis (Legendre y Gallagher 2001).

- Las coordenadas geográficas fueron transformadas a una matriz de distancia geográfica entre parcelas mediante el análisis de coordenadas principales de matrices vecinas (PCNM por sus siglas en inglés), usando la transformación logarítmica y como medida de distancia Euclídea. Esto permitió utilizarla como un predictor espacial e incorporarla como variable explicativa en el análisis (Dray *et al.* 2006).

- Se estandarizó las variables de clima, suelo y elevación para evitar datos atípicos.

- Se realizó un análisis de redundancia canónica (RDA) entre las matrices de composición de especies y las matrices ambientales. Mediante el método *Forward Selection* se corrió el análisis para el conjunto de variables ambientales estandarizadas por grupos, es decir: variables climáticas, suelo, posición espacial y altitud, para seleccionar las variables con una contribución significativa (999 permutaciones aleatorias y $p < 0.05$) en la variabilidad de la composición florística.

Finalmente, la variación de composición de la comunidad total (árboles, helechos y palmas), de árboles+helechos, y de árboles por separado fue particionada entre las variables de clima, suelo, posición geográfica y altitud mediante un análisis de redundancia (Borcard *et al.* 1992). Este análisis particiona la varianza de la matriz respuesta Y (composición de especies) con respecto a dos, tres o cuatro matrices de variables explicativas (Borcard *et al.* 1992) obtenidas a partir del *Forward Selection*. Los análisis PCNM, RDA y VARPART se realizaron mediante el software Qeco (Di Rienzo *et al.* 2010).

4 RESULTADOS

4.1 Resultados generales

En 32 parcelas de muestreo de 0,25 ha (8 ha) se midieron 4265 individuos con dap >10 cm, correspondientes a 3879 árboles, 223 palmas y 163 helechos arborescentes. Estos registros correspondieron a 97 familias, 217 géneros y 443 especies. Cuatro individuos (0,09% del total de individuos censados) no pudieron ser identificados, y nueve individuos (0,21% del total de individuos censados) se clasificaron como especies distintas solo por sus características morfológicas. Del total de especies, una se identificó solo a nivel de familia, 55 se identificaron hasta nivel de género y 388 hasta nivel de especie; seis especies correspondieron a palmas y nueve especies a helechos arborescentes.

4.2 Identificación de tipos de bosque

El análisis de conglomerados mostró de manera exploratoria la existencia de cuatro tipos de bosque (Figura 1.2). La agrupación se validó mediante el análisis de especies indicadoras para cinco y cuatro grupos con la finalidad de precisar la mejor agrupación. El análisis para cuatro grupos mostró mejor agrupación, con 183 especies indicadoras y un valor p significativo más bajo ($p=0,001$).

El ANOSIM indicó que los grupos formados son estadísticamente diferenciables en cuanto a la composición de especies ($p=0,001$). De las 32 parcelas, el bosque 1 (430-620 msnm) agrupa 10 parcelas, el bosques 2 (1000-1120 msnm) agrupan cuatro parcelas, el bosque 3 (1400-1650 msnm) agrupa seis parcelas y el bosque 4 (2100-2950 msnm) agrupa a 12 parcelas.

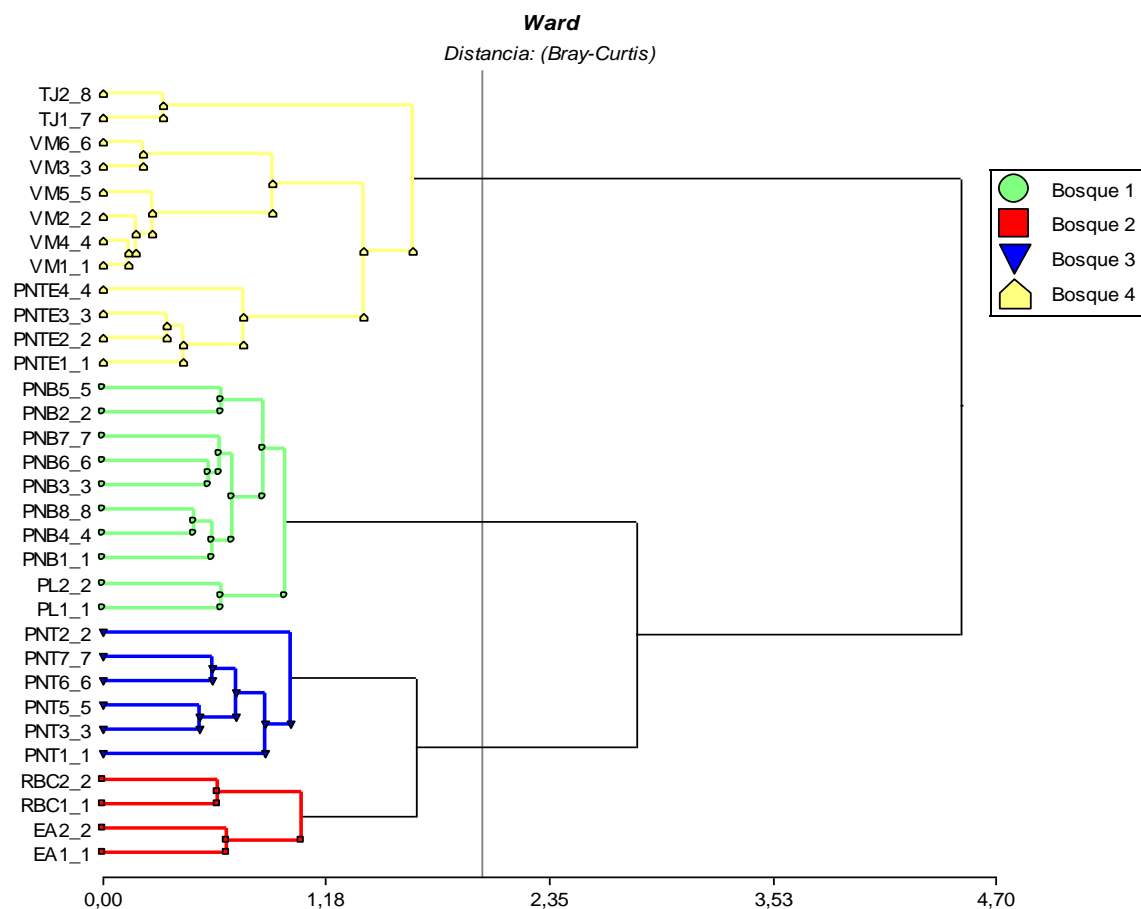


Figura 1.2. Agrupamientos basados en la composición florística de 32 parcelas de 0,25 ha y el IVI para árboles, palmas y helechos con $dap \geq 10$ cm del gradiente altitudinal C-VM en Costa Rica (método Ward y distancia Bray-Curtis).

Las especies que presentan mayor importancia ecológica de acuerdo al IVI se muestran en el cuadro 1.3. El listado completo se puede ver en el anexo 3.

Cuadro 1.3. Abundancia relativa (Arel), Dominancia relativa (Drel), Frecuencia relativa (Frel) e Índice de Valor de Importancia (IVI) de diez especies con el mayor peso ecológico por tipo de bosque en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills-Costa Rica.

Especie	Arel	Drel	Frel	IVI	%IVI
Bosque 1 (430-620 msnm)					
<i>Socratea exorrhiza</i>	45,86	14,25	45,86	105,97	3,53
<i>Welfia regia</i>	41,25	19,75	41,25	102,25	3,41
<i>Euterpe precatoria</i>	39,98	9,55	39,98	89,51	2,98
<i>Mabea occidentalis</i>	27,99	25,61	27,99	81,60	2,72
<i>Matudaea trinervia</i>	16,10	47,84	16,10	80,03	2,67
<i>Minuartia guianensis</i>	16,59	37,18	16,59	70,36	2,35
<i>Carapa guianensis</i>	18,16	33,76	18,16	70,09	2,34

Especie	Arel	Drel	Frel	IVI	%IVI
<i>Tetragastris panamensis</i>	15,95	36,96	15,95	68,87	2,30
<i>Protium ravenii</i>	22,73	16,18	22,73	61,63	2,05
<i>Brosimum guianense</i>	21,49	18,28	21,49	61,26	2,04
Primeras 10 spp.	266,10	259,36	266,10	791,57	26,39
Otras (217 especies)	733,89	740,63	733,89	2208,41	73,61
Todas (227 especies)	1000	1000	1000	3000	100,00
Bosque 2 (1000-1120 msnm)					
<i>Tetrorchidium euriphyllum</i>	21,75	19,25	21,75	62,75	5,23
<i>Vochysia alleni</i>	8,98	38,20	8,98	56,16	4,68
<i>Calophyllum brasiliense</i>	9,21	34,93	9,21	53,35	4,45
<i>Cecropia insignis</i>	15,78	13,73	15,78	45,30	3,77
<i>Psychotria berteriana</i>	18,50	8,25	18,50	45,25	3,77
<i>Hedyosmum scaberrimum</i>	15,57	3,91	15,57	35,06	2,92
<i>Perocarpus rohrii</i>	10,99	12,41	10,99	34,39	2,87
<i>Billia rosea</i>	10,72	11,12	10,72	32,56	2,71
<i>Perrottetia sessiliflora</i>	11,78	7,28	11,78	30,84	2,57
<i>Ticodendron incognitum</i>	9,50	7,79	9,50	26,80	2,23
Primeras 10 spp.	132,78	156,87	132,78	422,46	35,20
Otras (130 especies)	267,21	243,13	267,21	777,54	64,80
Todas (140 especies)	400	400	400	1200	100,00
Bosque 3 (1400-1660 msnm)					
<i>Oreomunnea mexicana</i>	52,09	93,66	52,09	197,83	10,99
<i>Quercus bumelioides</i>	11,80	51,33	11,80	74,93	4,16
<i>Ladenbergia brenesii</i>	28,60	15,59	28,60	72,79	4,04
<i>Billia rosea</i>	24,29	18,28	24,29	66,86	3,71
<i>Pouteria reticulata</i>	17,77	27,84	17,77	63,39	3,52
<i>Alchornea latifolia</i>	14,64	28,11	14,64	57,39	3,19
<i>Alsophila firma</i>	23,15	10,95	23,15	57,25	3,18
<i>Hyeronima oblonga</i>	18,56	13,46	18,56	50,58	2,81
<i>Tovomita weddelliana</i>	12,81	17,91	12,81	43,53	2,42
<i>Drimys granadensis</i>	14,47	11,32	14,47	40,25	2,24
Primeras 10 spp.	218,18	288,45	218,18	724,80	40,26
Otras (124 especies)	381,82	311,54	381,82	1075,19	59,73
Todas (134 especies)	600	600	600	1800	100,00
Bosque 4 (2150-2950 msnm)					
<i>Quercus bumelioides</i>	345,15	603,98	345,15	1294,28	35,95
<i>Weinmannia pinnata</i>	102,50	72,59	102,50	277,59	7,71
<i>Styrax argenteus</i>	95,39	29,15	95,39	219,93	6,11
<i>Quercus costaricensis</i>	51,70	104,38	51,70	207,77	5,77
<i>Drimys granadensis</i>	50,44	53,25	50,44	154,12	4,28
<i>Cleyera theoides</i>	54,27	30,83	54,27	139,36	3,87

Especie	Arel	Drel	Frel	IVI	%IVI
<i>Ocotea austinii</i>	50,75	23,43	50,75	124,92	3,47
<i>Miconia caudata</i>	40,17	15,09	40,17	95,42	2,65
<i>Cyathea gracilis</i>	41,51	8,06	41,51	91,08	2,53
<i>Ilex pallida</i>	40,07	10,02	40,07	90,16	2,50
Primeras 10 spp.	871,95	950,78	871,95	2694,63	74,84
Otras (39 especies)	328,07	249,23	328,07	905,37	25,15
Todas (49 especies)	1200	1200	1200	3600	100,00

El análisis de especies indicadoras dio como resultado que para los bosques del gradiente altitudinal Caribe- Villa-Mills existen un total de 128 especies indicadoras con $p < 0,05$ y $VI > 0,70$ (Las especies de mayor VI se muestran en el Cuadro 1.4). Las especies de mayor valor indicador para el bosque 1 fueron: *Socratea exorrhiza*, *Protium ravenii* y *Miquartia guianensis*, destacándose también *Welfia regia* y *Garcinia magnifolia* como especies indicadoras de este bosque. Para el bosque 2 son *Perrottetia sessiliflora*, *Tetrochidium euriphyllum* y *Psychotria berteriana*. Se destaca la presencia de *Pourouma bicolor* y *Vochysia allenii* como especie indicadora de este bosque. En el bosque 3 tenemos a *Pouteria reticulata*, *Ilex lamprophylla* y *Oreomunnea mexicana*, destacándose también el helecho arborecente *Alsophila firma* como especie indicadora de este bosque. Para el bosque 4 tenemos a *Weinmannia pinnata*, *Ilex pallida* y *Ocotea austinii* destacándose *Quercus bumelioides* como indicadora de este bosque.

Cuadro 1.4. Especies indicadoras por tipo de bosque con mayor Valor Indicador (VI).

Especie	Bosque	Valor indicador	p.valor
<i>Socratea exorrhiza</i>	1	1,00	0,005
<i>Protium ravenii</i>	1	1,00	0,005
<i>Miquartia guianensis</i>	1	1,00	0,005
<i>Welfia regia</i>	1	1,00	0,005
<i>Garcinia magnifolia</i>	1	1,00	0,005
<i>Perrottetia sessiliflora</i>	2	1,00	0,005
<i>Tetrochidium euriphyllum</i>	2	1,00	0,005
<i>Psychotria berteriana</i>	2	0,99	0,005
<i>Pourouma bicolor</i>	2	0,97	0,005
<i>Hedyosmum scaberrimum</i>	2	0,89	0,005

Especie	Bosque	Valor indicador	p.valor
<i>Pouteria reticulata</i>	3	1,00	0,005
<i>Ilex lamprophylla</i>	3	1,00	0,005
<i>Oreomunnea mexicana</i>	3	0,91	0,005
<i>Parathesis sp.</i>	3	0,91	0,005
<i>Alsophylla firma</i>	3	0,91	0,005
<i>Weinmannia pinnata</i>	4	0,96	0,005
<i>Ilex pallida</i>	4	0,96	0,005
<i>Ocotea austinii</i>	4	0,96	0,005
<i>Quercus bumelioides</i>	4	0,91	0,005
<i>Styrax argenteus</i>	4	0,90	0,005

Con esta información se describe los tipos de bosque presentes en el gradiente altitudinal Caribe-Villa-Mills:

Bosque 1: Bosque de *Socratea exorrhiza*, *Protium ravenii* y *Minquartia guianensis* (*Socratea/Protium/Minquartia*). Es un bosque dominado por especies de la familia Arecaceae como *Socratea exorrhiza*, *Welfia regia* y *Euterpe precatoria*. También se puede destacar especies maderables como *Carapa guianensis* y *Minquartia guianensis*.

Bosque 2: Bosque de *Perrottetia sessiliflora*, *Tetrorchidium euriphyllum* y *Psychotria berteriana* (*Perrottetia/Tetrorchidium/Psychotria*). Las familias que predominan en este bosque son Rubiaceae, Lauraceae y Euphorbiaceae. Se puede destacar la presencia de especies maderables como *Vochysia allenii* y *Calophyllum brasiliense*.

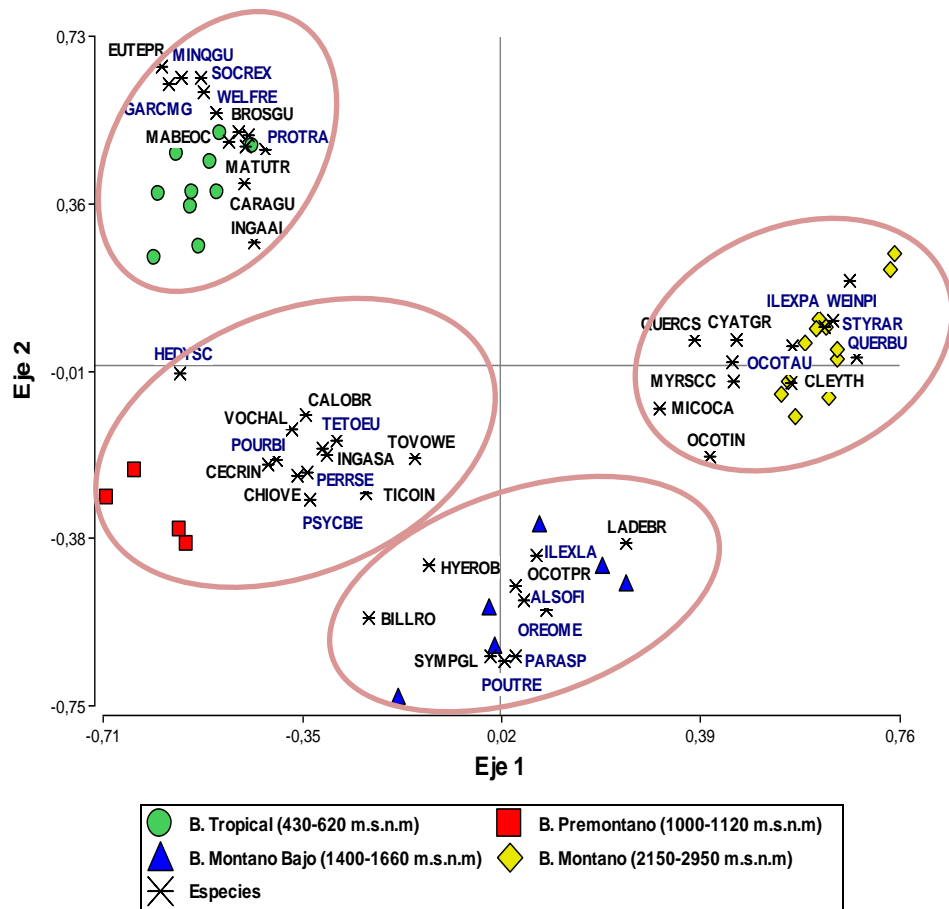
Bosque 3: Bosque de *Pouteria reticulata*, *Ilex lamprophylla* y *Oreomunnea mexicana* (*Pouteria/Ilex/Oreomunnea*). Las familias que predominan en este bosque son Lauraceae, y Melastomataceae, sin embargo, existe gran predominio de *Oreomunnea mexicana* (*Juglandaceae*) seguido de *Quercus bumelioides* y *Ladenbergia brenesii*.

Bosque 4: Bosque de *Quercus bumelioides*, *Weinmannia pinnata* y *Ocotea austinii* (*Quercus/Weinmannia/Ocotea*). Las familias que predominan en este tipo de bosque son Fagaceae, Styracaceae y Winteraceae. La especie dominante es *Quercus bumelioides*, seguida de *Weinmannia pinnata*. Se puede destacar también la presencia del helecho arborescente *Cyathea gracilis* como especie característica en este tipo de bosque, pero fuertemente restringida a las localidades de la Esperanza de Tapantí y Tres de Junio.

De aquí en adelante, para fines de claridad nos vamos a referir a los cuatro tipos de bosque con las siguientes denominaciones: Bosque Tropical (Bosque 1), Bosque Premontano (Bosque 2), Bosque Montano Bajo (Bosque 3) y Bosque Montano (Bosque 4) (Cuadro 1.5).

Cuadro 1.5. Datos generales de los cuatro tipos de bosque identificados en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.

Tipo de Bosque	Elevación (msnm)	Rango de temperatura °C	Rango de Precipitación (mm)	N° Familias	N° Géneros	N° Especies
Bosque de Socratea/Protium/Minuartia (Bosque Tropical) 2,5 hectáreas muestreadas	430-620	23,4-24,4	3500-3800	62	139	227
Bosque de Perrottetia/Tetrorchidium/ Psychotria (Bosque Premontano) 1 hectárea muestreada	1000-1120	20-21,4	2700-3450	54	94	140
Bosque de Pouteria/Ilex/Oreomunnea (Bosque Montano Bajo) 1,5 hectáreas muestreadas	1400-1660	17,6-19,2	3686-4146	56	86	134
Bosque de Quercus/Weinmannia/Ocotea (Bosque Montano) 3 hectáreas muestreadas	2150-2950	10-13,5	2340-3000	31	39	49



Las figuras geométricas representan las parcelas: B. Tropical (círculos verdes), B. Premontano (cuadros rojos), B. Montano Bajo (triángulos azules), B. Montano (rombos amarillos). Los códigos en azul corresponden a las 5 especies con mayor valor indicador por tipo de bosque: *Alsophila firma* (ALSOFI), *Garcinia magnifolia* (GARCMA), *Hedyosmum scaberrimum* (HEDYSC), *Ilex lamprophylla* (ILEXLA), *Ilex pallida* (ILEXPA), *Minuartia guianensis* (MINQGU), *Ocotea austinii* (OCOTAU), *Oreomunnea mexicana* (OREOME), *Parathesis* sp. (PARASP), *Perrottetia sessiliflora* (PERRSE), *Pourouma bicolor* (POURBI), *Pouteria reticulata* (POUTRE), *Protium ravenii* (PROTRA), *Psychotria berteriana* (PSYCBE), *Quercus bumelioides* (QUERBU), *Socratea exorrhiza* (SOCREX), *Styrax argenteus* (STYRAR), *Tetrorchidium euriphellum* (TETOEU), *Weinmannia pinnata* (WEINPI), *Welfia regia*. Los códigos en negro representan las especies con IVIs más altos: *Billia rosea* (BILLRO), *Calophyllum brasiliense* (CALOBR), *Carapa guianensis* (CARAGU) *Cecropia insignis* (CECRIN), *Chione venosa* (CHIOVE), *Cleyera theoides* (CLEYTH), *Cyathea gracilis* (CYATGR), *Euterpe precatoria* (EUTEPR), *Inga alba* (INGAAL), *Hyeronima oblonga* (HYEROB), *Inga sapindoides* (INGASA), *Ladenbergia brenesii* (LADEBR), *Mabea occidentalis* (MABEOC), *Matudaea trinervia* (MATUTR), *Miconia calvescens* (MICOCA), *Myrsine coriacea* subsp. *coriacea* (MYRSCC), *Ocotea insularis* (OCOTIN) *Ocotea praetermissa* (OCOTPR), *Quercus costaricensis* (QUERCS), *Symplocos glabrescens* (SYMPGL), *Ticodendron incognitum* (TICOIN), *Tovomita weddelliana* (TOVOWE), *Vochysia allenii* (VOCHAL).

Figura 1.3. Diagrama de ordenación que muestra la ubicación de las 32 parcelas de muestreo del gradiente agrupadas por tipo de bosque y las especies de alto VI e IVI correspondientes.

La ordenación NMS (Figura 1.3) muestra que los bosques se separan bien con los ejes 1 y 2 del diagrama de ordenación, teniendo que el eje 1 y 2 explican el 56,9 y 26,9%

respectivamente, para un total de 86,5% de la variación de los datos florísticos en las parcelas. Se puede ver que los tipos de bosque ocupan sitios distintos en la gráfica, sin traslape, por lo que es válido hablar de 4 tipos de bosque bien diferenciados. El eje 1 separa los bosques Montano y Montano Bajo entre sí y a su vez los separa de los bosques Tropical y Premontano como conjunto, pero no separa a estos dos últimos entre sí, los cuales son separados luego por el eje 2. Con esto se evidencia que el eje principal de variación entre los bosques es hasta los 1100 m.s.n.m (bosques Tropical y Premontano), continuando la variación entre los bosques Montano Bajo y Montano, lo que sugiere que existe una flora de “tierras bajas” hasta los 1100 m de altitud en el gradiente. La curvatura de distribución de bosques en el gráfico obedece a la ubicación espacial de las parcelas en el área

4.3 Riqueza, diversidad y estructura de tipos de bosque

Al realizar la comparación de medias se encontraron diferencias significativas entre los cuatro tipos de bosque entre los valores de número de especies; para el índice de Shannon se encontró diferencias significativas entre el bosque Tropical (430-620 m.s.n.m) y los otros bosques, pero no se encontró diferencias significativas entre el Bosque Tropical y el Bosque Premontano (1000-1120 m.s.n.m), ni entre el bosque Premontano y el bosque Montano (2150-2950 m.s.n.m); para el índice de Simpson, se encontró diferencias significativas entre el bosque Montano y los demás tipos de bosque (Cuadro 1.6).

Cuadro 1.6. Medias (\pm error estándar) de riqueza e índices de diversidad de Shannon y Simpson para los tres tipos de bosque y prueba de comparación LSD de Fisher ($\alpha=0.05$), con datos de árboles, palmas y helechos ≥ 10 cm de dap en 32 parcelas de 0.25 ha.

Índice	B. Tropical	B. Premontano	B. Montano Bajo	B. Montano	F	p valor
Riqueza	65.70 \pm 2.10 A	55.50 \pm 3.32 B	42.50 \pm 2.71 C	17.08 \pm 1.91 D	104,56	<0.0001
Shannon	3.86 \pm 0.12 A	3.59 \pm 0.19 AB	3.30 \pm 0.15 B	2.01 \pm 0.08 C	49,4	<0.0001
Simpson	0.03 \pm 0.03 A	0.04 \pm 0.05 A	0.05 \pm 0.04 A	0.25 \pm 0.03 B	10,44	<0,0001

Las curvas de rango-abundancia para cada tipo de bosque nos muestran que el bosque Tropical es el que posee mayor cantidad de especies con un solo individuo, seguido del bosque Premontano y Montano Bajo. No existe una diferencia marcada de abundancia entre la primera especie más abundante del bosque Tropical y el bosque Montano Bajo, en cambio la diferencia de abundancias si es marcada si se compara el Bosque Tropical con la especie más abundante del bosque Premontano (Figura 1.4).

La curva de rarefacción (Figura 1.5) muestra el número de especies por esfuerzo de muestreo representado por unidad de área muestreada. En el caso del gradiente altitudinal, si tomamos como punto de comparación el área del bosque con menor número de parcelas muestreada, que corresponde al Bosque Premontano (1 ha) y contrastamos con el área muestreada en los otros tipos de bosque, tenemos que el bosque Tropical obtuvo un total de 150 especies estimadas en 1,0 ha, 10 especies más que el número de especies estimadas para el bosque Premontano (140 especies) y el bosque Montano Bajo (108 especies). El bosque Montano tuvo 35 especies estimadas con ese esfuerzo de muestreo, más del 70% del total de especies que finalmente se registraron.

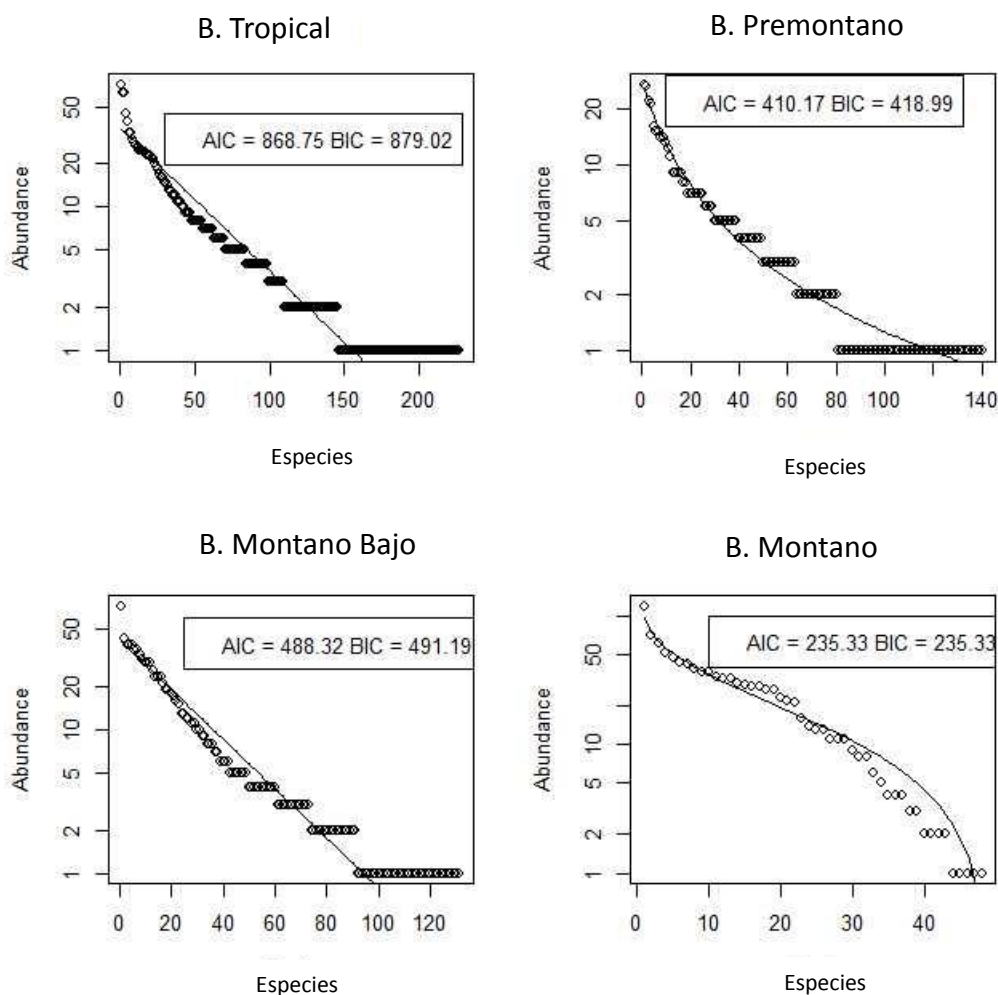


Figura 1.4. Curvas de rango-abundancia para los cuatro tipos de bosque identificados en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.

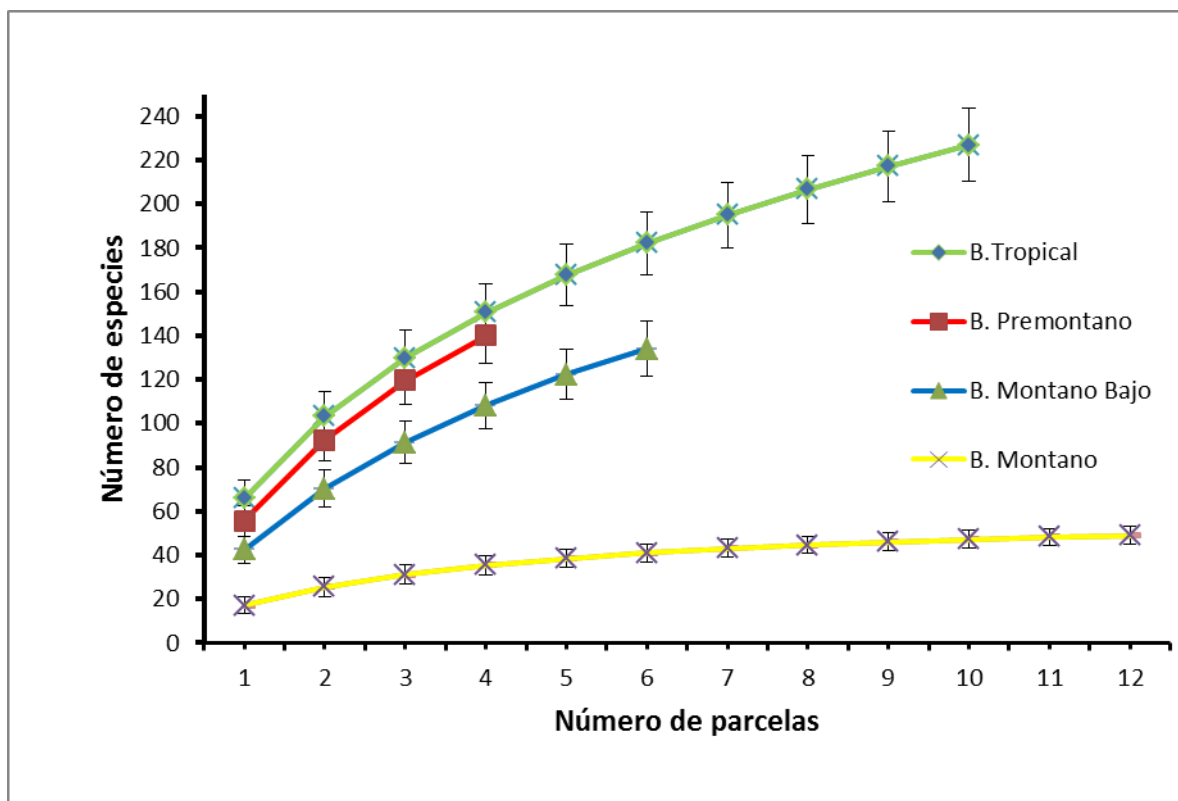


Figura 1.5. Curvas de acumulación de especies para los 4 tipos de bosques según el número de parcelas muestreado para parcelas individuales de 0,25 ha.

Al analizar la estructura de cada tipo de bosque del gradiente altitudinal se observa que el Bosque Tropical presenta más de 600 individuos por hectárea (Figura 1.6a). El ANOVA realizado para el número de árboles por clase diamétrica (Figura 1.6b) mostró diferencias estadísticas entre las clases 10-20, 20-30 y >60, teniendo que en la clase diamétrica 20-30 cm, el bosque Premontano presenta alrededor de 161 individuos y en la clase diamétrica >60, el bosque Montano presenta alrededor de 36 individuos. Por otra parte, la distribución por diámetros del número de individuos presenta la forma de J invertida para los 4 tipos de bosque, que caracteriza los bosques tropicales sin intervención (Figura 1.6b).

El análisis del área basal total por tipo de bosque (Figura 1.6c) dio como resultado que el bosque Montano presenta un área basal muy elevada de alrededor de 43 m² ha⁻¹. Al igual que con el número de árboles, existe diferencias estadísticas entre los bosques Tropical y Montano.

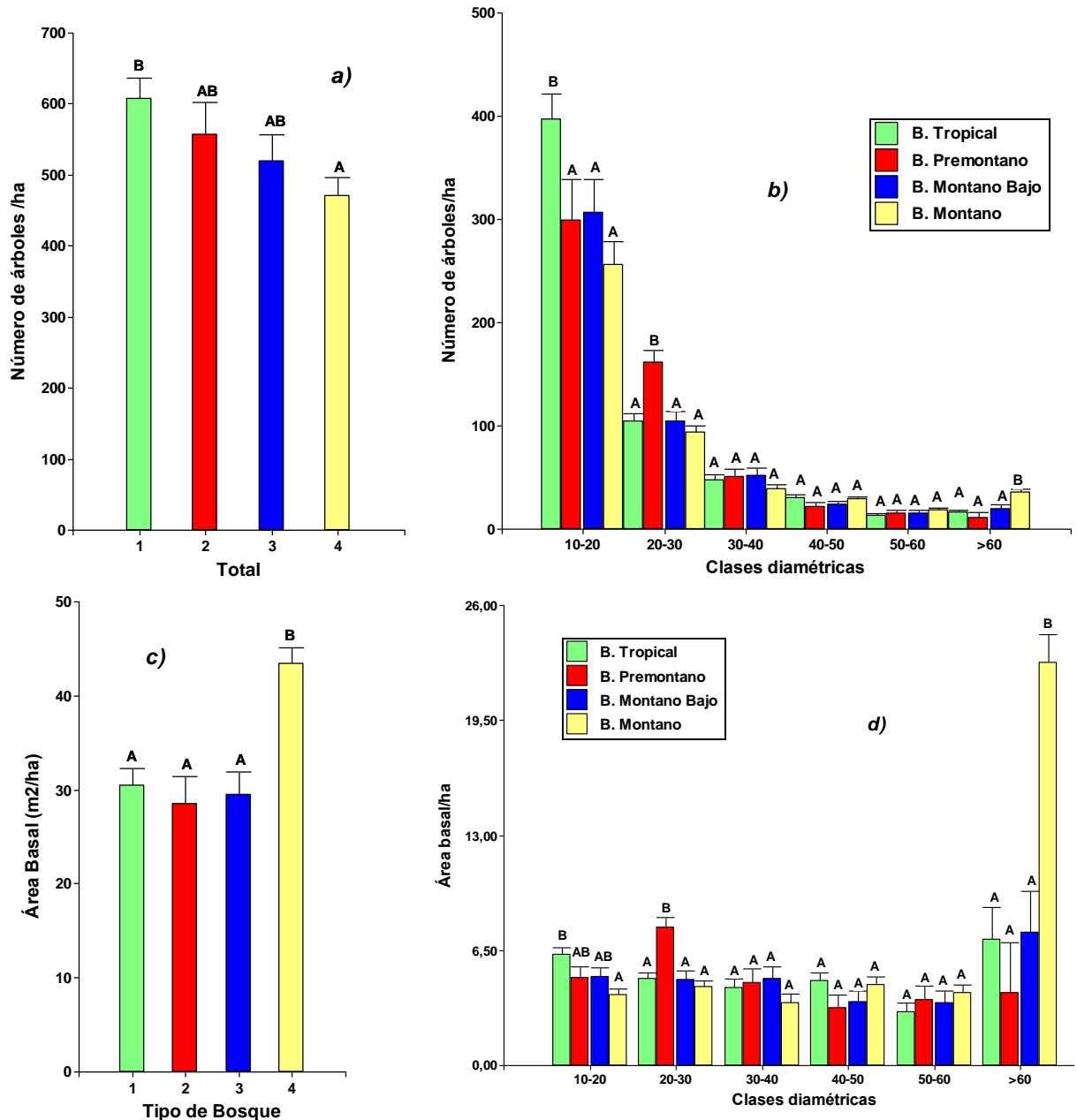


Figura 1.6. Distribución por hectárea del número de individuos totales (a) y por clases diamétricas (b); y área basal (c) y por clases diamétricas (d) para árboles, palmas y helechos ≥ 10 cm DAP en los cuatro tipos de bosque del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. Letras distintas derivadas del ANOVA y de la prueba de comparación LSD Fischer $\alpha=0.05$ indican diferencias significativas entre bosques.

El ANOVA realizado para analizar esta variable por clases diamétricas (Figura 1.6d) muestra la misma tendencia que con el número de árboles, con diferencias estadísticas entre los tipos de bosque para las clases diamétricas 10-20, 20-30 y >60, teniendo que para la clase

diamétrica 20-30, el bosque Premontano presenta alrededor de $8 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, y el Bosque Montano es el que presenta mayor área basal en la clase diamétrica >60 , alrededor de $22.74 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$. Los datos de comparaciones de medias se observan en el anexo 4.

4.4 Estructura del ensamblaje de lianas.

Se contabilizaron un total de 630 lianas mayores a $d \geq 2 \text{ cm}$ en 20 parcelas con un área de muestreo acumulada de 5 ha. En las restantes 12 parcelas, que corresponden a la parte alta del gradiente (2100-2800 m.s.n.m) no se registró individuos en esta clase de tamaño. La densidad de lianas (Figura 1.7a) fue mayor en el bosque Premontano localizado entre 1000 y 1120 m.s.n.m. No existieron diferencias significativas entre los bosques ubicados debajo de los 1120 m de altitud, pero si en comparación con la densidad de lianas del bosque Montano Bajo. Se puede observar que existe un pico alto de abundancia de lianas a elevaciones intermedias, para luego declinar abruptamente. En cuanto al área basal (Figura 1.7b) al igual que con el número de lianas no hubo diferencias significativas entre las medias de área basal de lianas de los bosques Tropical y Premontano, pero si con el bosque Montano Bajo (Anexo 5). Se puede también evidenciar que el área basal declina conforme aumenta la elevación.

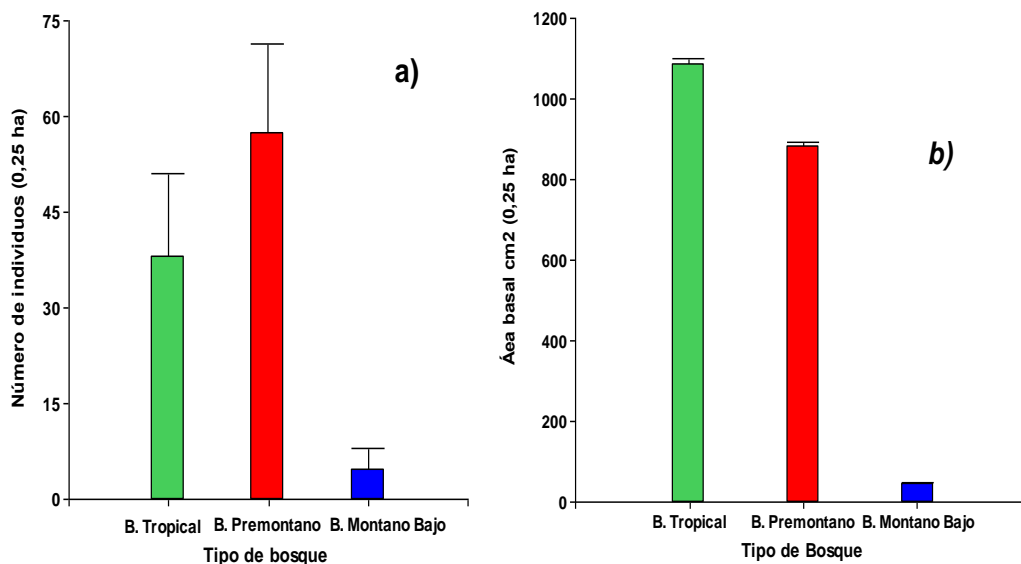


Figura 1.7. Distribución por parcela del número de individuos (a) y área basal en cm^2 (b) para lianas mayores a 2 cm de DAP en tres tipos de bosque del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. Letras diferentes provenientes del análisis de Kruskall Wallis denotan diferencias significativas entre comunidades de lianas por tipo de bosque. No se registraron lianas $d \geq 2,0 \text{ cm}$ en el bosque Montano

El análisis de Kruskal Wallis para la estructura de lianas por clases diamétricas nos dio como resultado que existen diferencias significativas entre el área basal de los bosques debajo de los 1100 m de altitud en comparación con el bosque ubicado entre 1400 y 1660 m de altitud, en las clases diamétricas 2-4 cm y 4-6 cm de diámetro. El bosque Premontano cuenta con los mayores valores de área basal de lianas en las clases diamétricas inferiores, siendo superado por el bosque Tropical en las clases diamétricas superiores. La representación de individuos para el tipo de bosque 3 desaparece en la clase diamétrica de 10-12 cm de diámetro (Figura 1.8b). En cuanto al número de individuos por clase diamétrica, existen diferencias significativas entre las comunidades de lianas en los tres tipos de bosque para las dos primeras clases diamétricas, y la distribución de individuos tiene la forma de una J invertida. De igual manera, la representación de individuos desaparece en las clases diamétricas 10-12 y > 12 cm de diámetro (Figura 1.8a). Los valores del análisis estructural se pueden apreciar en el anexo 5.

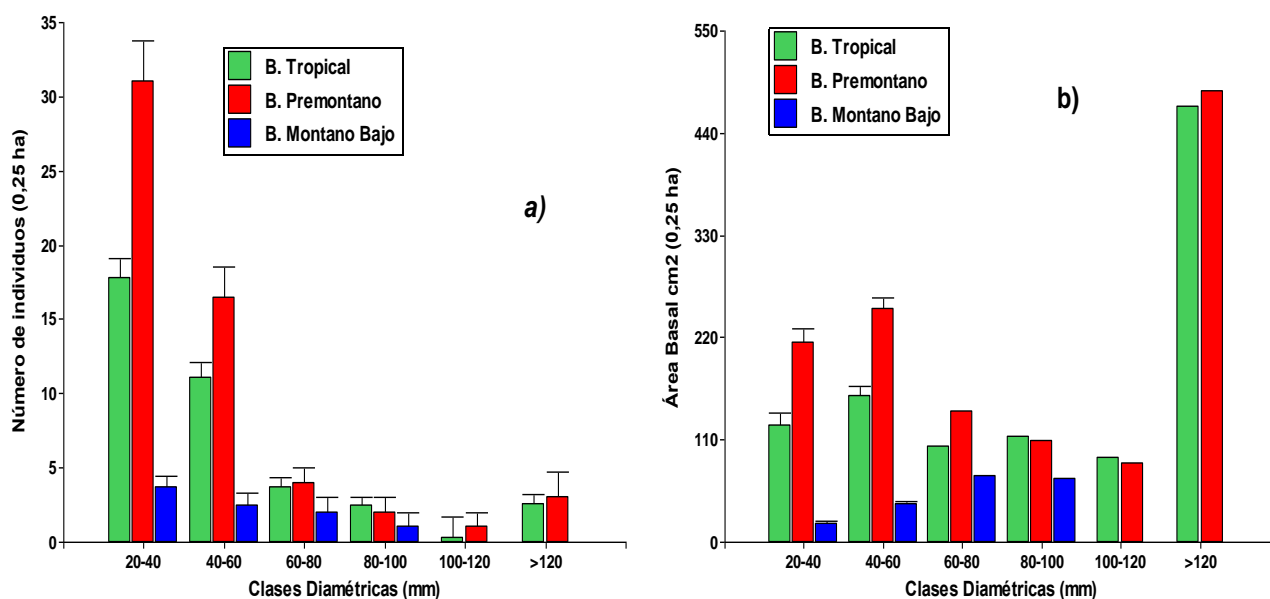


Figura 1.8. Distribución por clases diamétricas del área basal (a) y número de individuos (b) para tres tipos de bosque en el gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills. Letras distintas provenientes del análisis de Kruskal Wallis (para el área basal) y de modelos lineares generalizados y mixtos (para el número de individuos) denotan diferencias significativas entre las comunidades de lianas en el gradiente.

La relación de los factores ambientales con la comunidad de lianas del gradiente determinó dos variables relacionadas significativamente con el área basal, y cuatro variables relacionadas significativamente con el número de individuos (Figura 1.9). El área basal presentó una relación lineal positiva con la temperatura estacional ($R^2= 0,64$) y una relación cuadrática negativa con el catión Fe ($R^2= 0,33$). La abundancia de lianas por otra parte presentó relación lineal positiva con la temperatura del trimestre más seco ($R^2= 0,90$) y con las variables de profundidad de suelo y el catión Mg, además de presentar una relación lineal negativa con el C/N ($R^2= 0,78$).

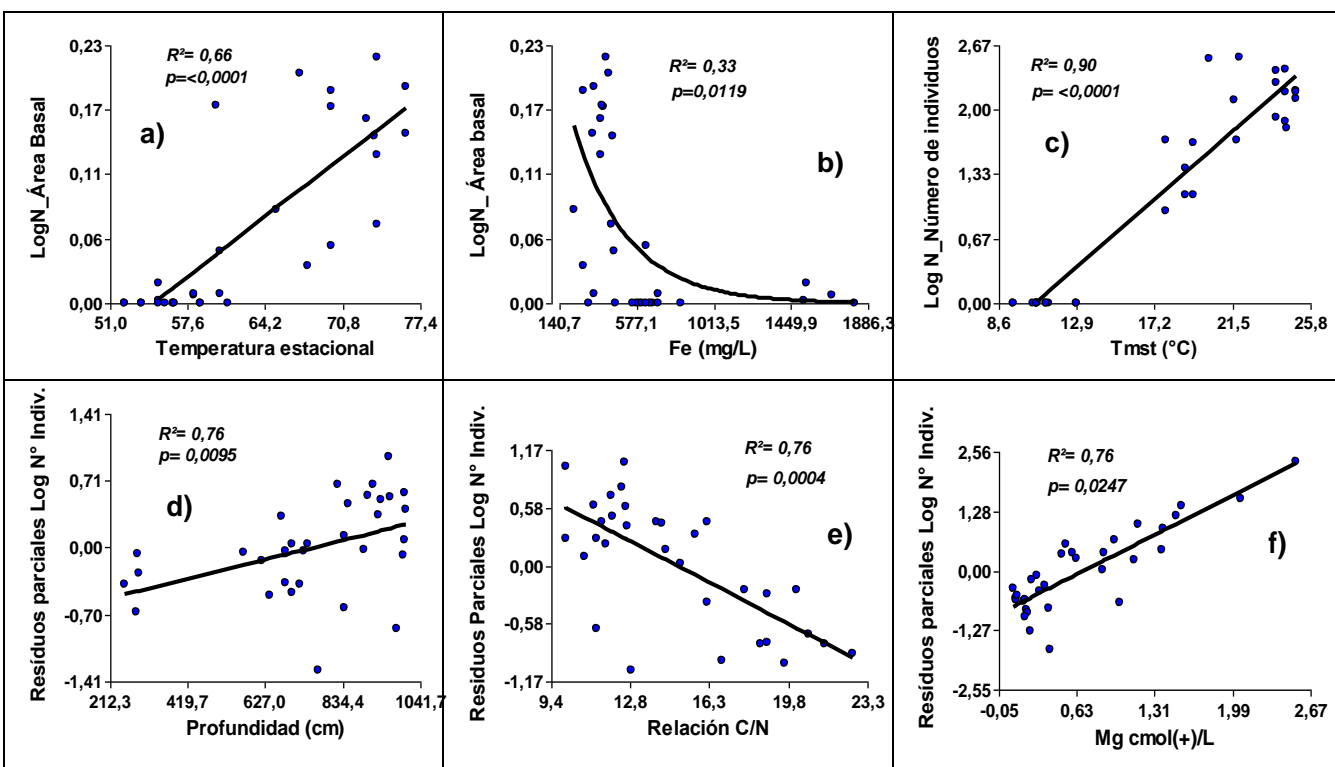


Figura 1.9. Variables ambientales relacionadas con el ensamblaje de lianas del gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills. Variables relacionadas con el área basal (a,b) y variables relacionadas con la abundancia (c-f). Los valores de área basal y de número de individuos se transformaron a logaritmo natural para obtener un mejor ajuste del modelo de regresión.

4.5 Relación de composición florística, factores ambientales y espacio

4.5.1 Variables ambientales y su correlación

En el gradiente altitudinal, las parcelas se distribuyeron en un rango altitudinal amplio (430-2950 m.s.n.m) y por ende se puede observar un amplio rango de valores entre las

parcelas para variables como la temperatura media anual. La diferencia de temperatura promedio anual entre dos puntos con valores extremos en el gradiente está en el orden de 14,4° C, y la diferencia de temperatura promedio entre el mes más cálido y el mes más frío está en el orden de 11,2° C. La precipitación anual del gradiente presenta los valores más altos en puntos localizados en el bosque Montano Bajo de Tapantí, registrándose por el contrario los valores más bajos en puntos localizados en el Bosque Montano. También se pudo evidenciar que la precipitación en puntos localizados a elevaciones altas en el gradiente es más estacional, con valores cercanos al rango más alto, mientras que en puntos situados en la parte baja del gradiente la precipitación es menos estacional, con valores cercanos al rango más bajo (Cuadro 1.7).

Cuadro 1.7. Estadística descriptiva de las variables bioclimáticas (obtenidas de WorldClim) y de elevación obtenidas para 32 parcelas de muestreo (0.25 ha).

VARIABLES BIOCLIMÁTICA	CÓDIGO	MEDIA	RANGO	DESVIACIÓN ESTÁNDAR
Temperatura media anual (°C)	Tma	17,89	10-24,4	5,38
Rango medio diario (media mensual (t° máx.- t° min.))	Tmrd	9,07	7,9-10,4	0,9
Isotermalidad (Tmrd/Tra) (* 100)	Ti	7,99	7,7-8,4	0,2
Temperatura Estacional (desviación estándar *100)	Te	62,71	52,2-76,2	7,97
Temperatura máxima del mes más cálido (°C)	Txcm	23,68	15,1-30,5	5,87
Temperatura mínima del mes más frío (°C)	Tnfm	12,43	4,8-19,0	5,19
Rango de Temperatura Anual (Txcm - Tnfm) (°C)	Tra	11,26	10,2-12,6	0,88
Temperatura media del trimestre más húmedo (°C)	Tmht	17,94	10,3-24,5	5,2
Temperatura media del trimestre más seco (°C)	Tmst	17,92	9,4-25,0	5,88
Temperatura media del trimestre más cálido (°C)	Tmct	18,61	10,5-25,4	5,59
Temperatura media del trimestre más frío (°C)	Tmft	17,04	9,1-23,5	5,35
Precipitación anual (mm)	Pa	3213,16	2338-4146	623,22
Precipitación del mes más húmedo (mm)	Phm	406,19	347-501	42,33
Precipitación del mes más seco (mm)	Psm	110,78	29-210	64,27
Precipitación estacional (Coeficiente de variación)	Pe	41,84	22-63	15,19
Precipitación del trimestre más húmedo (mm)	Pht	1136,03	983-1462	135,47
Precipitación del trimestre más seco (mm)	Pst	377,28	108-681	206,09
Precipitación del trimestre más cálido (mm)	Pct	717,44	452-870	96,96
Precipitación del trimestre más frío (mm)	Pft	644,97	179-1055	326,73
Evapotranspiración (mm)	Evapot	1039,47	535-1387	355,69

El suelo a lo largo del gradiente mostró propiedades físicas y químicas diversas (Cuadro 1.8). Las concentraciones de cationes como Ca, Mg y K no presentaron rangos

amplios entre parcelas, en contraste con la acidez, donde se presentó un amplio rango. La relación C/N es alta en la parte alta del gradiente, al igual que el porcentaje de MO. El pH en general es muy ácido en los suelos muestreados y en este sentido, el porcentaje de saturación Ácida (% SA) determinado por la presencia de Aluminio soluble en el suelo en casi la mayoría de sitios alcanza niveles elevados. Los suelos son profundos con pocas excepciones de suelos superficiales y los porcentajes de Arena, Limo y Arcilla tienen amplio rango de valores entre las parcelas, de manera que hay una amplia variación de textura en el suelo.

Cuadro 1.8. Estadística descriptiva de las variables físicas y químicas del suelo de las 32 parcelas (0.25 ha) muestreadas.

Variable	Media	Rango	Desviación estándar
Profundidad (cm)	754,44	250-1004	222,72
Arena %	44,47	16-75	16,61
Limo %	23	10-54	8,33
Arcilla %	32,53	10-61	15,57
pH	4,43	3,9-5,1	0,3
Acidez (cmol(+)/l)	7,15	1,09-18,78	4,57
Ca (cmol(+)/l)	1,04	0,05-6,3	1,47
Mg (cmol(+)/l)	0,69	0,07-2,55	0,63
K (cmol(+)/l)	0,08	0,01-0,19	0,05
CICE (cmol(+)/l)	8,96	1,88-20,79	4,81
SA (%)	79,5	17-96	22,45
P (mg/l)	3,34	1-9	2,19
Zn (mg/l)	2,52	1,1-4,7	0,87
Cu (mg/l)	5,75	1-14	3,48
Fe (mg/l)	622,97	220-1807	418,75
Mn (mg/l)	40,13	1-146	37,1
C (%)	5,41	2,29-13,46	2,46
N (%)	0,36	0,18-0,63	0,11
Relación C/N	14,9	10-22,62	3,65
MO (%)	7,73	3,27-19,25	3,52
Altitud (m.s.n.m)	1572,81	430-2950	928,24

Las pruebas de correlaciones Pearson (r de *Pearson*) ($p < 0.05$) entre las variables climáticas (Anexo 6) muestran que la altitud tiene una fuerte correlación negativa con las medidas bioclimáticas de temperatura y con las de precipitación, excepto con la precipitación del trimestre más cálido (Pct) y la estacionalidad de precipitación (Pe), con las que tiene correlación positiva, aunque significativa solo para el segundo caso.

El pH tiene correlación positiva con las variables de temperatura y precipitación, a excepción de la precipitación estacional con la que se correlaciona negativamente; también se correlaciona positivamente con el Ca, Mg y K, y se correlaciona negativamente con la elevación y con otros micronutrientes como Fe, Zn, Cu. El P se correlaciona positivamente con los otros micronutrientes. La capacidad de intercambio catiónico (CICE) se correlaciona positivamente con la acidez y con el Mg y K (Anexo 6).

El porcentaje de arcilla, arena y limo no se correlacionan significativamente con la elevación ni con las variables de precipitación y temperatura. La relación C/N tiene una correlación positiva significativa con la altitud, y una correlación negativa significativa muy fuerte con las variables de precipitación y temperatura, con el pH, acidez, y los micronutrientes Ca, Mg, K. Los suelos con alto porcentaje de arena están asociados negativamente con la presencia de K y Zn, y los suelos con alto porcentaje de Arcilla están asociados positivamente con la presencia de Mn (Anexo 6).

4.5.2 Descripción de los gradientes ambientales.

El análisis de componentes principales realizado para las variables climáticas (Figura 1.10) mostró que el primer componente, con un 71,9% de variabilidad total explicada separa el bosque Montano del resto de tipos de bosque en base a temperatura, precipitaciones bajas y una marcada estacionalidad de precipitación (Pe). El segundo componente, con un 15,9% de variabilidad total explicada separa el bosque Montano Bajo del Premontano mediante un gradiente secundario no por temperatura sino por la precipitación, asociado a variables como precipitación media anual (Pma), precipitación del trimestre más húmedo (Pht) y del mes más húmedo (Phm). En lo que a las variables se refiere, podemos ver que la temperatura estacional (Te) y la precipitación estacional (Pe) están correlacionadas negativamente, mientras que variables como las temperaturas medias de los trimestres más húmedos, más secos, más cálidos y más fríos (Tmht, Tmst, Tmct, Tmft) están correlacionadas positivamente.

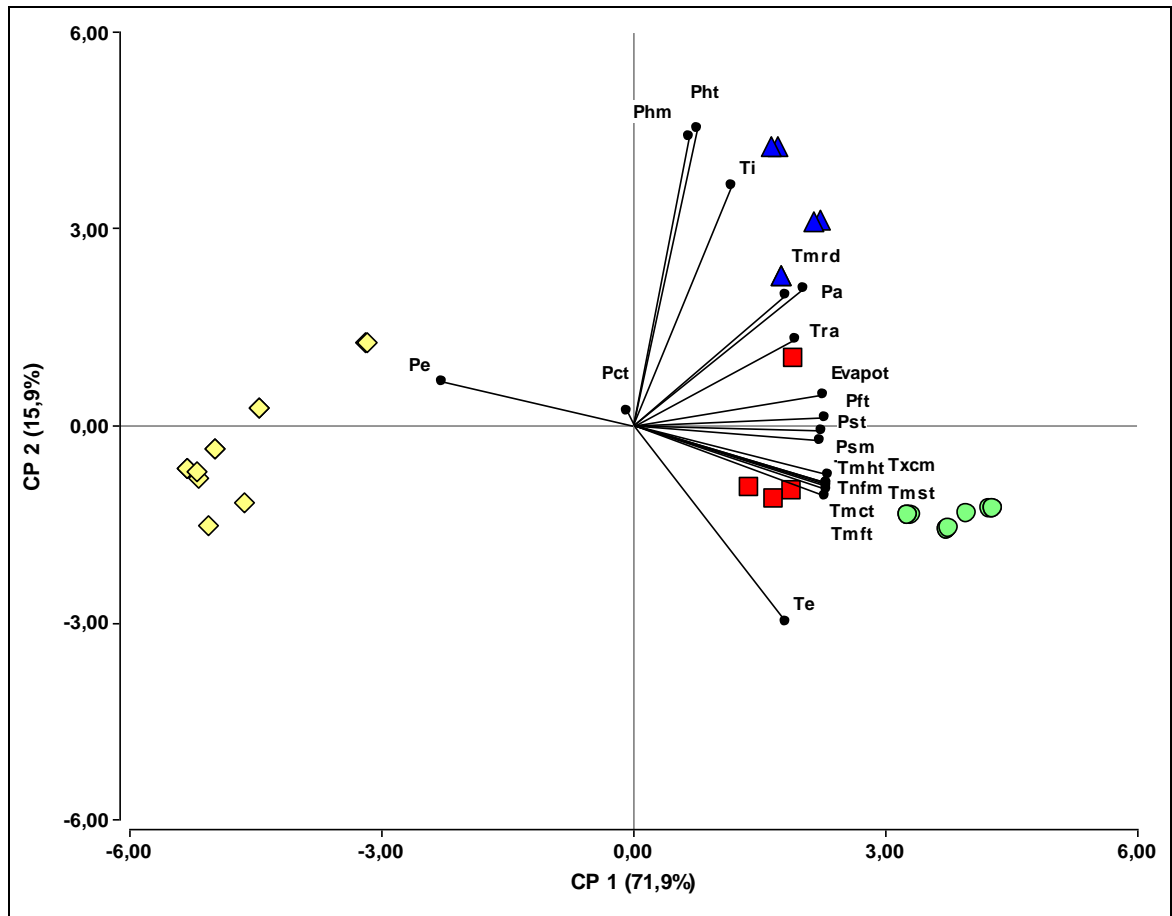


Figura 1.10. Gráfico biplot resultado del análisis de componentes principales de las variables bioclimáticas de temperatura y precipitación con los tipos de bosque. Figuras y colores diferentes representan parcelas pertenecientes a los cuatro tipos de bosque: círculos verdes Bosque Tropical, cuadrados rojos Bosque Premontano, triángulos azules Bosque Montano Bajo, y rombos amarillos Bosque Montano.

En lo que se refiere a las variables de suelo, el análisis de componentes principales realizado (Figura 1.11) mostró en términos generales que explica menos varianza que en el caso del clima, por lo tanto el panorama en cuanto a efectos del suelo es menos claro que el que mostró el clima. El primer componente, con un 33,2% de variabilidad total explicada mostró que es un gradiente altitudinal asociado a variables como la capacidad de intercambio catiónico (CICE), acidez, % arcilla, Mn, K y Zn (negativamente) y a C, relación C/N, % MO, P, Fe (positivamente), evidenciándose que los bosques de tierras bajas están del lado negativo del gradiente y los bosques Montano Bajo y Montano del lado positivo. El componente 2, con un 21,1% de variabilidad explicada permitió separar algunas parcelas del bosque Premontano y Montano Bajo del resto, no de manera altitudinal, estando estas parcelas asociadas a suelos

con mayor % arena, con pH menos ácido y %SA reducido. Variables como el CICE y %MO están negativamente correlacionadas, en igual sentido el % de arena y el % de arcilla; variables como % arcilla, acidez y Zn están positivamente correlacionadas.

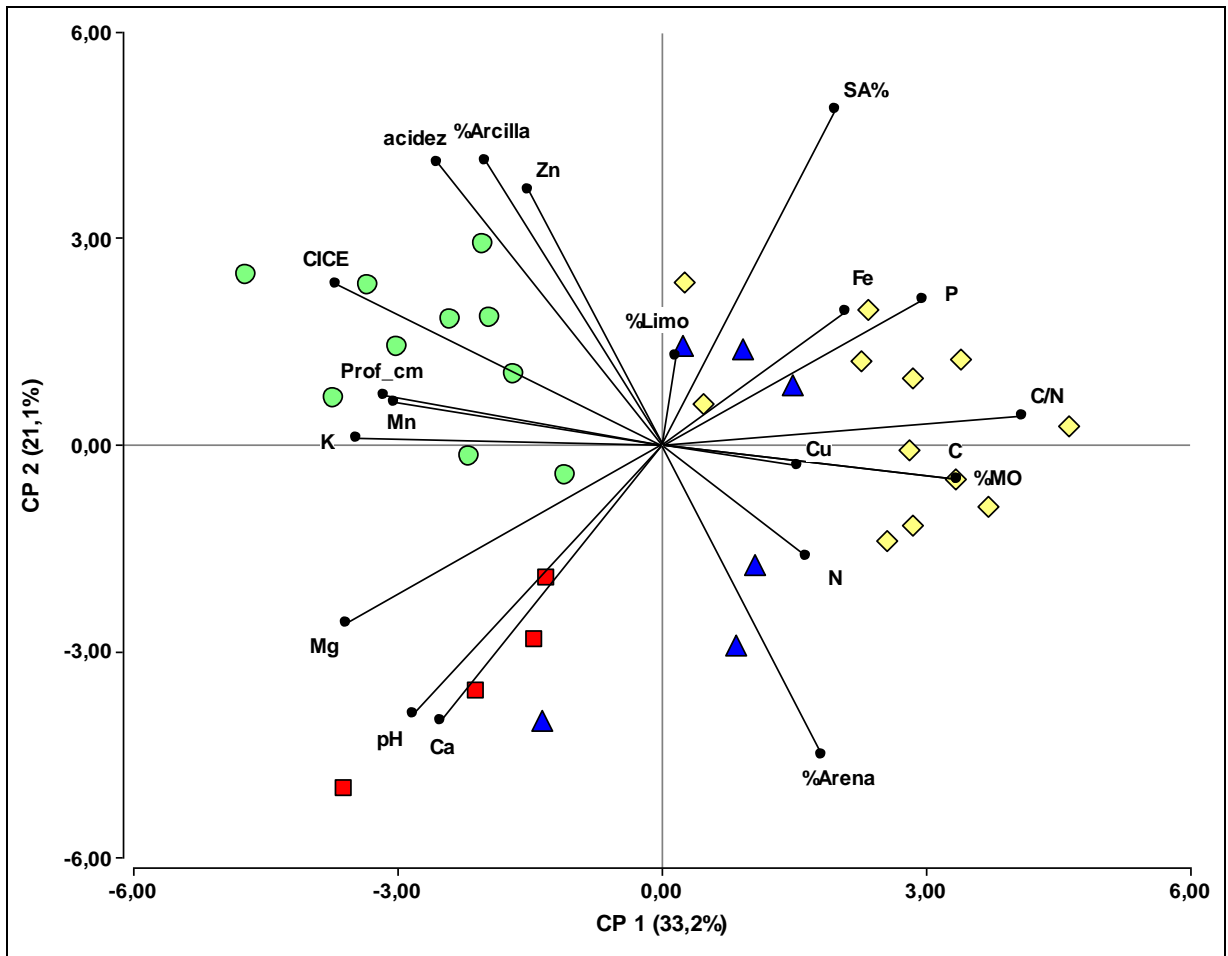


Figura 1.11. Gráfico biplot resultado del análisis de componentes principales de las variables de suelo con los tipos de bosque. Figuras y colores diferentes representan parcelas pertenecientes a los cuatro tipos de bosque: círculos verdes Bosque Tropical, cuadrados rojos Bosque Premontano, triángulos azules Bosque Montano Bajo, y rombos amarillos Bosque Montano.

4.5.3 Autocorrelación espacial entre variables ambientales y composición florística.

Los correlogramas multivariados de Mantel muestran que la declinación de las relaciones entre la composición y los factores ambientales en función de la distancia tuvo patrones diversos a lo largo del gradiente altitudinal (Figura 1.12). La composición y el suelo estuvieron positiva y significativamente autocorrelacionados hasta la clase 4 km de distancia (Figura 1.12a-b). La composición total de especies presentó autocorrelación negativa

significativa entre la clase 39-43 km de distancia (Figura 1.12a). El clima presentó autocorrelación positiva significativa hasta la clase 6 km, mientras que la elevación mostró autocorrelación positiva significativa hasta la clase 8 km de distancia. Tanto el clima como la elevación presentaron autocorrelación negativa significativa desde la clase 47 km de distancia (Figura 1.12c-d). Lo anteriormente señalado para la composición puede indicar que las parcelas distantes a más de 39 km ya no presentarían especies compartidas o la similitud florística podría ser nula, y que las parcelas ubicadas a más de 47 km no presentarían las mismas condiciones climáticas.

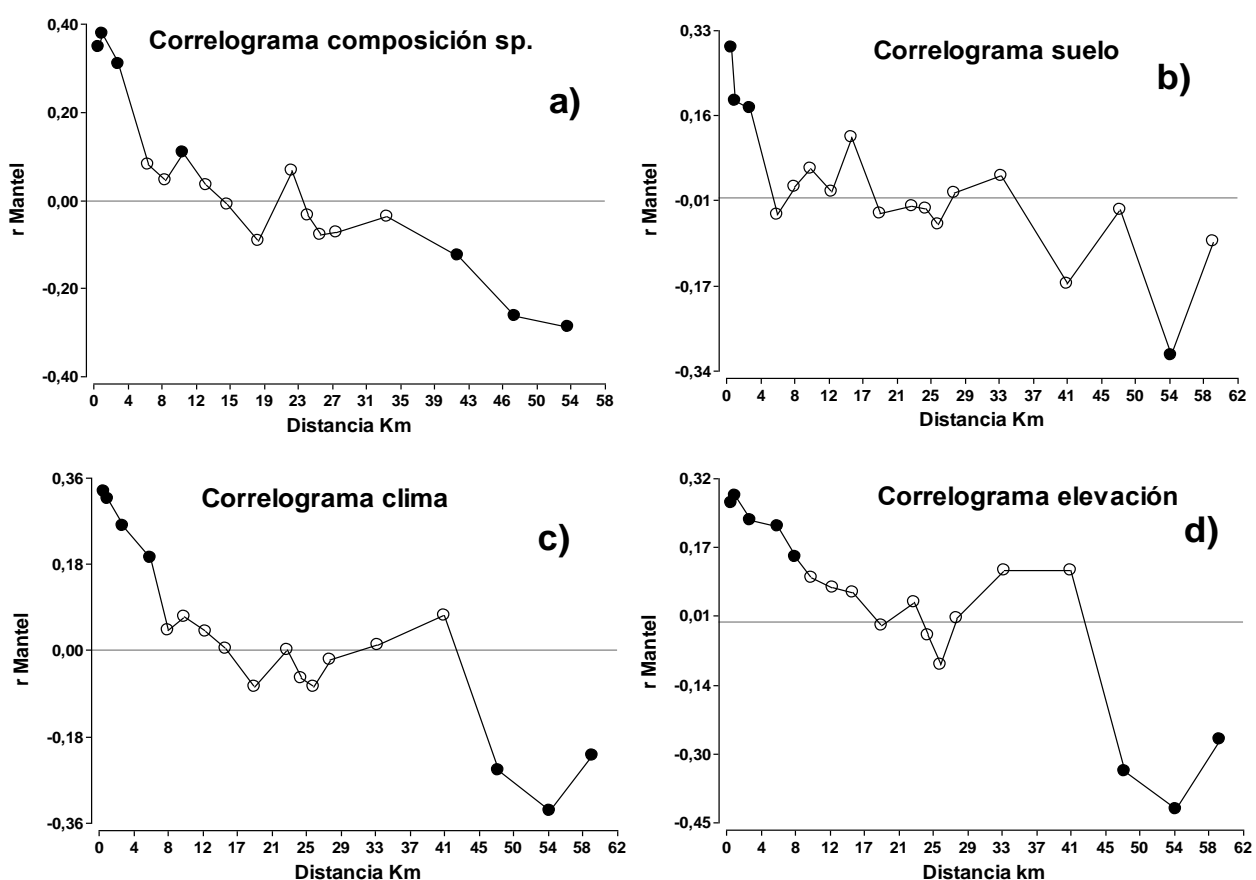


Figura 1.12. Correlogramas de Mantel mostrando la autocorrelación con 18 categorías de distancia geográfica entre pares de parcelas: a) correlograma de composición de especies, b) variables físico-químicas de suelo, c) variables climáticas (temperatura y precipitación), d) elevación. Puntos negros en cada serie corresponden a correlaciones significativas ($p < 0.05$) y puntos transparentes corresponden a correlaciones no significativas.

4.5.4 Variación de composición florística con relación a factores ambientales y de distancia geográfica.

El procedimiento *forward selection* retuvo solo una coordenada principal de matrices vecinas (PCNM) para modelar la variación de composición total de especies, de árboles y helechos y de árboles por separado. De igual forma, las variables físico-químicas de suelo relacionadas a las matrices de composición de especies fueron: relación Carbono-Nitrógeno (C/N), capacidad de intercambio catiónico (CICE), porcentaje de saturación de ácidos (%SA), pH, profundidad, Fe, y % arena. Las variables climáticas relacionadas a la composición de especies fueron: temperatura media del trimestre más seco (Tmst), rango medio diario de temperatura (Tmrd), precipitación media anual (Pa), precipitación estacional (Pe), precipitación del mes más seco (Psm), temperatura estacional (Te), temperatura media del trimestre más húmedo (Tmht), precipitación del trimestre más húmedo (Pht) y precipitación del trimestre más seco (Pst).

La partición de la varianza (Cuadro 1.9) mostró que la variación de la composición total de especies fue explicada por los factores ambientales y de distancia geográfica en un 57%, quedando un 43% de varianza inexplicada. El clima es el que mayor varianza explicada dio, seguido por el suelo, altitud, y en menor proporción por el espacio. Hubo una mínima reducción en la explicación total de variación de composición de árboles y helechos (56 %) en el caso del clima y suelo, y no se produjo variación en el caso del espacio y la altitud; mientras que para la matriz de composición de árboles las proporciones de varianza explicada fueron similares a la matriz de composición de árboles y helechos.

Cuadro 1.9. Partición de varianza para la comunidad de árboles, palmas y helechos, para árboles y helechos, y para árboles muestreados en 32 parcelas de 0.25 ha en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. Se muestra R^2 ajustado (R^2_{Adj}) y el estadístico F para todos los factores medidos. El efecto de un factor controlando los otros factores combinados o por separado se denota por el símbolo |.

Factor	Árboles, Palmas y Helechos			Árboles y Helechos			Árboles		
	R^2_{Adj}	F	P	R^2_{Adj}	F	P	R^2_{Adj}	F	P
Clima (C)	0,51	4,58	0,005	0,50	4,41	0,005	0,50	4,44	0,005
Suelo (S)	0,41	4,09	0,005	0,40	3,91	0,005	0,40	3,93	0,005
Espacio (E)	0,05	2,66	0,005	0,05	2,63	0,010	0,05	2,59	0,010
Altitud (A)	0,15	6,49	0,005	0,15	6,52	0,005	0,15	6,57	0,005
Todas	0,57	3,29	0,005	0,56	3,19	0,005	0,56	3,20	0,005
C S,E,A	0,13	1,76	0,005	0,14	1,75	0,005	0,14	1,76	0,005
S C,E,A	0,05	1,34	0,015	0,05	1,34	0,015	0,05	1,33	0,005
E C,S,A	-0,0036	0,88	0,600	-0,0035	0,89	0,580	-0,0037	0,88	0,710
A C,S,E	-0,01	0,67	0,860	-0,01	0,67	0,830	-0,01	0,69	0,820
C S	0,17	2,08	0,005	0,17	2,07	0,005	0,17	2,07	0,005
C E	0,46	4,19	0,005	0,45	4,04	0,005	0,46	4,07	0,005
C A	0,36	3,44	0,005	0,35	3,30	0,005	0,35	3,32	0,005
S C	0,07	1,53	0,005	0,07	1,53	0,005	0,07	1,52	0,005
E C	0,01	1,26	0,21	0,01	1,26	0,190	0,01	1,23	0,200
A C	-7,9 E-03	1,00	0,44	2,1E-04	1,01	0,510	8,8E-5	1,00	0,440

En cuanto a los efectos puros de cada uno de los componentes mientras se controla los otros tres componentes, no hubo significancia por parte del espacio y a altitud, pero el clima y el suelo permanecieron como los mejores relacionados con la variación de la composición de especies. De igual manera, al observar el efecto del clima controlando un solo componente, ya sea suelo, espacio y altitud, se obtuvo que la proporción de varianza explicada por el clima es mayor cuando se controla el espacio, seguido de la altitud y finalmente el suelo con menor proporción. Finalmente, se comparó la proporción de varianza explicada por los componentes de suelo, espacio y altitud, controlando en este caso el componente más robusto en explicación de varianza como es el clima, y se obtuvo una mínima proporción de respuesta por parte del suelo y los componentes espacial y altitudinal no tuvieron significancia (Cuadro 1.9).

5 DISCUSIÓN

5.1 Caracterización de los tipos de bosque: Las especies y su distribución.

La clasificación de tipos de bosque mediante los análisis de ordenación a lo largo del gradiente permitió separar cuatro tipos de bosque bien diferenciados. Tal como en estudios similares de caracterización de tipos de bosque en diferentes paisajes (Ramos y Finegan 2006, Mostacedo *et al.* 2006, Sesnie 2009, Chain 2012), las parcelas instaladas a lo largo del gradiente altitudinal se agruparon de acuerdo a su similitud de composición florística en diferentes patrones, determinando los tipos de bosque mediante la presencia de especies con mayor valor indicador (VI) que es una combinación de la abundancia relativa de las especies con su frecuencia relativa de ocurrencia en varios grupos de sitios (Dufrene y Legendre 1997).

El bosque tropical, ubicado en parte más baja del gradiente altitudinal (400-600 m.s.n.m) es el bosque más diverso en número de especies de todo el gradiente. Presenta muchos elementos florísticos afines con los bosques de tierras bajas, como por ejemplo la abundancia de palmas *Socratea exorrhiza*, *Iriartea deltoidea*, *Welfia regia* y *Euterpe precatoria*, igual que lo reportado por Sesnie *et al.* (2009), Clark *et al.* (1995) en el corredor biológico San Juan La Selva, y por Chain *et al.* (2012) en bosques a lo largo de un gradiente altitudinal en el Pacífico Sur de Costa Rica. Esto nos indica que este patrón no es exclusivo de la vertiente Atlántica. Murrieta *et al.* (2007) en el Corredor Biológico Volcánica Central-Talamanca reporta a *I. deltoidea* como especie indicadora de un tipo de bosque. Especies que se reportan para las tierras bajas y que ascienden hasta los 600 m.s.n.m e incluso más, tienen una presencia importante en la composición florística de este tipo de bosque: *Minuartia guianensis*, *Brosimum guianense*, *Brosimum lactescens*, *Carapa guianensis*, *Inga peizizifera*, *Elaeoluma glabrescens*, *Faramea occidentalis*, *Coussarea hondensis*, *Virola multiflora*, *Protium ravenii*, *Tetragastris panamensis* (Zamora *et al.* 1997).

Un aspecto a destacar en esta formación boscosa es el alto número de especies raras, con presencia de un individuo como el caso de *Stryphnodendron microstachyum*, *Alibertia atlántica*, *Chomelia venulosa*, entre otras, correspondiendo al 34% del total de especies de este tipo de bosque, concordando con el postulado de que alta riqueza de especies representa también presencia de especies “raras” de bajas densidades poblacionales (Faber Langendoen y Gentry 1991, Pimm y Gittleman 1996).

El bosque premontano, pese a estar representado por solo cuatro unidades muestrales es el segundo en riqueza de especies del gradiente, y su composición florística presenta varios elementos florísticos compartidos entre el bosque tropical y el bosque montano bajo, dándole un carácter transicional. Aunque esta área no ha sido estudiada florísticamente debido a la limitada exploración de la vertiente Atlántica de la cordillera de Talamanca producto del acceso restringido a las áreas que aún conservan bosque de este tipo (Zamora *et al.* 2004), sin embargo podemos señalar que este tipo de bosque presenta especies exclusivas tales como *Oreomunnea pterocarpa*, *Perrotettia sessiliflora*, *Tetrorchidium euriphyllum* y *Ticodendron incognitum*, esta última reportada previamente para la vertiente del pacífico (Zamora *et al.* 2004). Por otra parte también es evidente observar elementos florísticos compartidos con el bosque tropical tales como *Alfaroa maningii*, *Calophyllum brasiliense*, *Casearia arborea*, *Casearia commersoniana*, *Inga alba*, *Inga pezizifera*, *Macrohasseltia macroterantha*, *Otoba novogranatensis*, *Vochysia allenii*, entre otras. Entre las especies compartidas con el bosque montano bajo tenemos: *Casearia tacanensis*, *Cedrela tonduzii*, *Elaeagia auriculata*, *Guarea kunthiana*, *Ocotea praetermissa*, entre otras.

El bosque montano bajo presenta varios elementos florísticos importantes de la faja montana tales como: *Magnolia poasana*, *Podocarpus oleifolius*, *Styrax argenteus* y *Zanthoxylum melanostictum*. Existe una mezcla de elementos florísticos de diferentes orígenes fitogeográficos por la presencia de géneros como *Alfaroa*, *Gordonia*, *Magnolia*, *Phyllonoma*, *Podocarpus* y *Styrax* (Zamora *et al.* 2004). Entre las especies exclusivas de este tipo de bosque están: *Oreomunnea mexicana*, *Pouteria reticulata*, *Ladenbergia brenesii* y *Trichillia havanensis*. También se puede apreciar especies propias de los bosques de la parte alta del gradiente como son: *Drymis granadensis*, *Podocarpus oleifolius*, *Quercus bumelioides*, *Schefflera rodriguesiana* y *Viburnum costaricanum*.

Cabe destacar que existen elementos florísticos que se distribuyen a lo largo de los tres tipos de bosque antes mencionados y que al parecer su rango de distribución asciende en el gradiente hasta los 2500 m.s.n.m aproximadamente tales como: *Billia rosea*, *Casearia sylvestris*, *Guarea guidonia*, *Guarea microcarpa* y *Ocotea endresiana*. Los helechos arborescentes son elementos florísticos cuyo rango de distribución va desde el nivel del mar hasta el límite de crecimiento arbóreo hasta los 3500 m.s.n.m aproximadamente, y varias especies individuales presentan rangos altitudinales relacionados con el clima (Tryon, citado

por Arens y Sánchez 1998). En nuestro caso se presentan a lo largo de todo el gradiente altitudinal, teniendo que *Cyathea delgadii*, abarca un rango de distribución desde los 400 m hasta los 2700 m de altitud. También podemos señalar que la mayor diversidad de especies de helechos arborescentes parece presentarse entre los 1000 y 1600 m de altitud, particularmente en el bosque montano bajo, representado por 6 especies de los géneros *Alsophylla*, *Cyathea*, y *Dicksonia*. Esto tiene concordancia con lo reportado por Liebermann *et al.* (1996), quienes encontraron que la mayor diversidad de especies de helechos a lo largo de un gradiente altitudinal en el Volcán Barva en la vertiente Atlántica de Costa Rica se localiza entre 1000 y 1750 m de altitud.

El bosque montano, denominado también “robleal” por la dominancia de árboles del género *Quercus*, es el bosque que presenta menor número de especies. Las especies que son constantes en este tipo de bosque son: *Quercus bumelioides*, *Ocotea austinii*, *Styrax argenteus*, *Prunus cornifolia*, *Ilex pallida*, *Drymis granadensis* y *Weinmannia pinnata*, siendo consistente con la mayor parte de especies reportadas por Blaser y Camacho (1991), Kappelle *et al.* (1995), entre otros.

No obstante, se puede evidenciar dentro de este tipo de bosque dos agrupaciones diferenciables por la presencia de ciertas especies dominantes presentes en ellos. Desde los 2100 m hasta los 2600 m.s.n.m se puede encontrar una formación boscosa caracterizada por la presencia exclusiva de *Quercus bumelioides*, una abundancia notoria del helecho arborescente *Cyathea gracilis*, y la presencia de varias especies de las familias Melastomataceae (*Miconia caudata*, *M. schellii*) y Lauraceae (*Nectandra cufodontisii*, *Nectandra smithii*). Esta singular formación boscosa presenta concordancia con lo afirmado por Kappelle *et al.* (1995), quienes describieron dos comunidades vegetales en la ladera atlántica entre los 2000 y 2600 m de altitud como bosques de *Persea caerulea-Quercus copeyensis*¹, y *Nectandra cufodontisii-Quercus copeyensis*. La segunda formación boscosa se encuentra entre los 2700 y 2950 m de altitud, y tiene la característica de presentar una gran abundancia de *Q. bumelioides* y la aparición del roble encino (*Quercus costaricensis*), *Prumnopitys standleyi* y *Podocarpus oleifolius*, tal como lo descrito por Blaser y Camacho (1991). En composición de especies

¹ *Quercus copeyensis* es sinónimo de *Quercus bumelioides*

ambas formaciones boscosas son muy similares, por lo cual fueron agrupadas en un solo tipo de bosque.

5.2 Tipos de bosque, estructura, riqueza y diversidad.

Estructuralmente los bosques identificados presentan la forma de una J invertida característica de bosques tropicales sin perturbación (Faber- Langendoen y Gentry 1991, Louman *et al.* 2001) al presentarse un alto número de individuos en las clases diamétricas menores y un bajo número de individuos en las clases diamétricas mayores.

El número total de individuos por hectárea ≥ 10 cm dap fue significativamente distinto solo entre el bosque tropical y el bosque montano, y se puede ver diferencias estructurales en las clases diamétricas inferiores (10-20 cm), donde el bosque tropical presenta mayor número de individuos por hectárea para esta clase, y en la clase 20-30 cm, donde el bosque premontano presenta mayor número de individuos para esta clase diamétrica. La inusual diferencia en el segundo caso se puede atribuir al viento, ya que esta área presenta pendientes fuertes y está expuesta a fuertes vientos lo que ocasiona la caída de árboles de todo tamaño, provocando claros y favoreciendo el crecimiento de los árboles de diámetros menores. En la clase diamétrica más grande (> 60 cm) el bosque montano presentó los árboles más grandes. Con respecto al área basal total, el bosque montano presenta un valor extremadamente alto con respecto a los otros tipos de bosque, debido a la gran dominancia relativa desplegada por árboles de *Quercus* con diámetros excepcionalmente altos, concordando con lo reportado por Kappelle *et al.* (1996) para un bosque primario de *Quercus* en Costa Rica. Blaser y Camacho (1991), reportan valores de 48,3 y 52 m² ha⁻¹ de área basal total en los robledales que se aproximan a los valores obtenidos por este estudio (43,3 m² ha⁻¹).

En lo que respecta a las lianas, no existe un patrón claro de decrecimiento del número de individuos con la altitud al igual que lo reportado por Homeier *et al.* (2010) en la amazonía ecuatoriana para un gradiente más corto que el nuestro (500-2000 m.s.n.m). Más bien en nuestro caso tenemos un patrón en forma de campana con un pico en el número de individuos a 1000 m de altitud para decaer abruptamente a los 1400 m. Lo que si se evidenció es la ausencia de lianas ≥ 2 cm dap arriba de los 2100 m de altitud, para desaparecer de la composición florística arriba de los 2600 m. Esto último estaría ligado a una respuesta fisiológica de este grupo de plantas leñosas, cuyos vasos conductores grandes les hacen

vulnerables a sufrir embolismo por congelamiento en temperaturas bajas (Gentry 1991, Schnitzer y Bongers 2002, Jiménez-Castillo 2007). Aunque se ha manifestado que el número de especies de lianas declina con la altitud (Balfour y Bond, 1993, Jiménez-Castillo *et al.* 2007) y a pesar de que muchas de las lianas de este estudio solo quedaron identificadas hasta morfoespecie, los datos sugieren que también sigue la tendencia en forma de campana, con un pico de especies en el bosque premontano para luego decrecer.

Un breve análisis a la relación entre el ensamblaje de lianas del gradiente con los factores ambientales mostró evidencia que el área basal es mayor en sitios con temperaturas menos estacionales, mientras que la abundancia estaría relacionada con la profundidad del suelo, la disponibilidad del catión Mg y con la relación C/N, esta última reportada como responsable de explicar una buena proporción de variación en la abundancia de lianas en un estudio en la amazonía ecuatoriana (Homeier *et al.* 2010). No obstante, el factor por el cual aumenta la abundancia de lianas en el bosque premontano puede ser la perturbación producto de caída de árboles por los vientos, lo que ocasiona claros en el dosel y por ende mayor incidencia de luz solar (Schnitzer *et al.* 2000).

En los tipos de bosque identificados se encontró diferencias significativas en lo que respecta a riqueza de especies, con valores altos en el bosque tropical, decreciendo en función de la altitud hasta llegar al menor número de especies en el bosque montano. Esta tendencia decreciente es ampliamente aceptado como un patrón general, concordante con varios estudios a lo largo de gradientes altitudinales (Gentry 1988, Heaney y Proctor 1990, Kappelle y Zamora 1995, Gentry 1995, Liebermann *et al.* 1996, Cuello 2002). Aunque es incierto marcar el punto de elevación en el cual inicia la declinación de especies por los variados rangos altitudinales que abarcan tales estudios, Gentry (1995) manifiesta que para los bosques montanos neotropicales, este umbral estaría ubicado arriba de los 1500 m.

Con respecto a la diversidad de árboles, helechos y palmas medidos, los índices muestran que existe similitud entre los bosques tropical y premontano y entre el bosque premontano y montano bajo respectivamente, además de registrar altos valores de diversidad. Esto apoya el postulado de que la flora de mayor importancia taxonómica y fitogeográfica de Costa Rica se encuentra en las elevaciones medias de las cordilleras (Zamora *et al.* 2004). Liebermann *et al.* (1996) en su estudio señalan que la banda de mayor diversidad florística se

encuentra entre los 300 m de altitud, mientras que Boyle, citado por Zamora *et al.* (2004) establece estos límites entre los 700 y 1000 m. Esta diferencia se debe al protocolo de muestreo empleado por cada investigador, siendo necesario establecer más evaluaciones con métodos cuantitativos para delimitar mejor este ámbito de riqueza para la vertiente Caribe (Zamora *et al.* 2004).

Las curvas de rarefacción nos muestran que el bosque tropical obtuvo mayor cantidad de especies por esfuerzo de muestreo, sin embargo, el bosque premontano, con menor cantidad de área muestreada tiene casi la misma riqueza que el bosque tropical. Esto afirma aún más lo discutido en el párrafo anterior, y será necesario incrementar un mayor esfuerzo de muestreo en este tipo de bosque en función de obtener datos más completos de la diversidad de árboles que presenta este tipo de bosque.

Los bosques identificados en el gradiente altitudinal presentan un alto recambio de especies, reflejado en las diferencias en composición de especies que se registra entre las parcelas de cada tipo de bosque. Este alto recambio de especies es dado por la presencia de gradientes ambientales que juegan un papel fundamental en la distribución de las especies y el desarrollo de procesos bióticos. La diversidad beta y los procesos bióticos son claves para establecer estrategias de conservación (Smith *et al.* 1996, Condit *et al.* 2002), especialmente si consideramos que el bosque premontano en nuestro estudio se constituye como un puente para fomentar la conectividad entre las áreas protegidas que forman parte del gradiente Caribe-Villa Mills.

5.3 Tipos de bosque y ambiente

Las parcelas se localizan en un gradiente altitudinal continuo y extenso que se encuentra asociado a gradientes ambientales de clima y suelo tal como lo demuestran las correlaciones significativas de la elevación con las variables ambientales y de suelo de las parcelas muestreadas.

Las condición topográfica compleja de Costa Rica hace que el clima varíe mucho, particularmente a cortas distancias (Grayum *et al.* 2004). Burger (1980) señala que la gran diversidad florística de las montañas del país es producto de los diversos patrones de precipitación estacional. Los suelos también presentan cambios en su estructura y composición

química debido en parte a la a la geología de la cordillera de Talamanca, en igual sentido que el descrito para bosques tropicales de montaña, en los cuales las propiedades químicas del suelo cambian a medida que aumenta la altitud (Givnish 1999, Wilcke, *et al.* 2008a).

Los análisis realizados muestran que el bosque tropical y premontano están fuertemente relacionados a variables climáticas de temperatura y precipitación, teniendo una estacionalidad de lluvias menos marcada. El bosque montano se separa de los otros tres tipos de bosques por presentar precipitaciones más estacionales, mientras que el bosque montano bajo está fuertemente relacionado con altas precipitaciones.

En este sentido se tiene que en el bosque tropical del gradiente las condiciones climáticas se caracterizan por una temperatura media anual más elevada, mayor estacionalidad en la temperatura, mayores temperaturas en los meses más fríos y secos, estacionalidad baja de precipitación y mayores precipitaciones en los meses más secos. Se diferencia de los otros tipos de bosque por estar asociado a suelos más ácidos, profundos, con mayor porcentaje de arcilla, mayor cantidad de K, Mn, Zn y con alta CICE. Presentan limitaciones de P y la relación C/N es baja debido al bajo contenido de MO. La CICE alta significa una elevada capacidad de almacenar nutrientes y disminución de pérdida de los mismos por lixiviación (Jordán 2006). Esto se corrobora además por en bajo % SA y por ende la no liberación de Al, elemento que juega un papel muy importante en la acidez intercambiable y que es señalado como clave en distribución de ciertas especies tolerantes a la acidez (Herrera y Finegan 1997).

En el bosque tropical, la abundancia de las cuatro especies de palmas descritas anteriormente es marcada y tal como lo reportan varios autores (Clark *et al.* 1995, Liebermann *et al.* 1996, Sesnie *et al.* 2009, Chain *et al.* 2012) presentan una fuerte respuesta a gradientes edáficos del suelo, tal es el caso de *Welfia regia*, asociada a suelos menos arenosos (Sesnie *et al.* 2009, Chain *et al.* 2012). El bosque premontano presenta similares condiciones climáticas que el bosque montano bajo, pero los suelos de este tipo de bosque son moderadamente profundos, menos ácidos y fuertemente asociados a los macronutrientes Ca y Mg, elementos que han sido reportados en estudios como el de Potts *et al.* (2002), Ruokolainen (2007) de contribuir con la diferenciación de composición florística.

El bosque montano bajo se separa de los otros tipos de bosque por estar asociado a mayor precipitación anual, presentando meses húmedos con mayor precipitación. El bosque

montano a su vez tiende a separarse de los otros bosques por su alta estacionalidad de precipitación. Tanto el bosque montano bajo como el montano presentan suelos entre superficiales a moderadamente profundos, con altas concentraciones de arena, un alto porcentaje de saturación ácida (SA) y a nutrientes como N, P, Fe, Cu. La baja capacidad de intercambio catiónico que presentan los suelos de estos bosques se debe al reemplazo de las bases cambiables de Ca, Mg y K por iones de H y Al, resultante de la percolación producida por elevada precipitación pluvial, que lixivia las bases cambiables antes descritas (Fassbender 1987). Particularmente, el bosque montano se separa de los bosques tropical y premontano por estar fuertemente asociado a una alta relación C/N y un alto % de materia orgánica.

En igual sentido Tanner *et al.* (1998) hace referencia a que los bosques de tierras bajas estarían limitados por P, mientras que los bosques montanos estarían limitados por N. Los datos obtenidos muestran que los suelos de la parte baja del gradiente presentan bajos valores en la concentración de P, mientras que la relación C/N incrementa en función de la altitud, tal como lo reporta Marrs *et al.* (1988). En el presente estudio esta relación es alta en los suelos de los bosques montanos, producto de la gran cantidad de materia orgánica depositada en el suelo; no obstante, un alto valor de C/N indica que el N está en bajas concentraciones y no puede ser asimilado por las plantas debido a que son pocos los microorganismos que pueden degradar la MO en estas condiciones, haciendo lento el proceso de mineralización y el N amoniacal y otros nitratos asimilables presenta bajas cantidades (Tanner *et al.* 1998, Jordán 2006).

5.4 Patrones de composición de especies y las variables ambientales

Existe una estructura espacial entre la composición florística y el ambiente, es decir, que los valores de temperatura, precipitación, suelo, y las especies son más parecidas entre parcelas cercanas que entre parcelas lejanas, tal como lo han evidenciado estudios similares (Condit *et al.* 2002, Sesnie *et al.* 2009, Doblado 2011, Chain *et al.* 2012). La similitud del suelo y de composición declinan rápidamente a distancias cortas (2-4 km de distancia), evidenciándose además que la similitud de composición florística entre pares de parcelas se pierde a 15 km de distancia. Entre pares de parcelas, la similitud climática y de elevación pierde correlación significativa a los 8 km de distancia. Este patrón de rápido aumento de la disimilitud florística y ambiental entre parcelas se puede atribuir a la heterogeneidad

topográfica presente en el gradiente, con marcada influencia en el suelo, ya que sus propiedades físico-químicas están determinadas en parte por factores climáticos y topográficos (Grubb 1977, Grayum *et al.* 2004, Wilcke *et al.* 2008b).

No obstante el presente estudio estableció que el clima es el factor más determinante en la variación de la composición florística del gradiente, específicamente por las variables de temperatura (Tmst, Tmrd, Te, Tmht) y precipitación (Pa, Pe, Psm, Pht, Pst), seguido por el factor suelo (relación C/N, CICE, SA, pH, Profundidad, Fe, % Arena) y en muy baja medida la altitud y la distancia geográfica. Del grupo de variables climáticas se destaca la precipitación estacional, citada por varios autores (Burger 1980, Pyke *et al.* 2001) como determinante en la diversidad florística. El suelo también tiene una contribución importante en la variación de la composición, destacándose que los tipos de bosque identificados se separan de acuerdo a sitios con características físico-químicas de suelo particulares, tal es el caso del bosque tropical, asociado a suelos arcillosos, profundos, con limitación de P y con mayor CICE, mientras que el bosque montano se asocia a suelos medianamente profundos, arenosos, con alta relación C/N. Al realizar el análisis de contribución única a la variación florística de cada factor controlando los otros factores, el clima continúa siendo el factor más preponderante de la variación en la composición florística del gradiente. Las palmas responden a los factores climáticos y edáficos analizados, pero esto no se evidenció marcadamente en el análisis, ya que la varianza explicada por el clima y suelo no sufrió cambios drásticos al excluir estos elementos florísticos del análisis. Los resultados obtenidos tienen concordancia con estudios que apoyan más el modelo de control ambiental o de ensamblaje por nicho ecológico (Pyke *et al.* 2001, Potts *et al.* 2002, Phillips *et al.* 2003, Ruokolainen *et al.* 2007, Engelbrecht *et al.* 2007, Sesnie *et al.* 2009).

Algunos autores cuyos estudios apoyan más el modelo de ensamblaje por dispersión destacan a los factores climáticos y de elevación en la variación de composición de especies (Condit *et al.* 2002, Chust, *et al.* 2006, Chain *et al.* 2012), aunque hay que destacar que en paisajes con gran heterogeneidad ambiental son muchas las variables que pueden ser subestimadas y que pueden jugar un papel importante en la diferenciación de la composición florística como ya ha sido probado en varios estudios que enfatizan el papel del suelo en el recambio de especies (Chust *et al.* 2006, Ruokolainen *et al.* 2007, Bohlman *et al.* 2008, Wilcke *et al.* 2008a). También se debe tomar en cuenta factores como la capacidad de

dispersión de semillas y de esta manera establecer una conexión entre la distancia geográfica y grupos funcionales de árboles con tipos de dispersión de semillas diferentes (Chain 2009). De igual manera, por tratarse de un paisaje con un amplio rango de variación ambiental, es necesario realizar análisis de gradientes ambientales a escalas locales para entender el papel de la topografía sobre los patrones de distribución de las especies (Clark *et al.* 1998).

6 CONCLUSIONES

El muestreo para árboles, palmas y helechos arborescentes ≥ 10 cm dap y los análisis multivariados permitieron la identificación de cuatro tipos de bosques mediante sus especies indicadoras a lo largo del gradiente altitudinal.

Los bosques se diferenciaron por su riqueza de especies, pero en cuanto a diversidad, aunque hubo diferencias marcadas entre los bosques situados en los extremos del gradiente, el bosque premontano no presentó diferencias con los bosques tanto tropical como montano bajo. También se evidenció diferencias en composición de especies y en estructura.

Particularmente la abundancia de palmas fue mayor en el bosque de la parte baja del gradiente, mientras que los helechos se presentaron a lo largo de todo el gradiente, con mayor diversidad de especies en el bosque montano bajo. Las lianas ≥ 2 cm dap presentan un patrón de abundancia de individuos en forma de campana, con un pico en el bosque premontano, declinando fuertemente hacia el bosque montano bajo y sin representación de individuos mayores a esa clase diamétrica en el bosque montano.

Los análisis establecidos para la relación entre la composición de especies y el ambiente señalan que la primera está determinada por variables de temperatura, precipitación y a variables edáficas asociadas al gradiente altitudinal.

Las variables medidas en el gradiente altitudinal mostraron autocorrelación espacial determinando la existencia de una función de estructura espacial de la composición de especies y el ambiente.

La variación de la composición de especies arbóreas en el gradiente altitudinal fue mayormente explicada por el clima, seguido del suelo, apoyando así la teoría del ensamblaje de nicho ecológico como principal mecanismo para el recambio de especies en el gradiente

altitudinal Caribe-Villa Mills. La variación de composición de especies no explicada puede deberse a factores no evaluados tales como perturbaciones históricas.

Este trabajo se suma a otros realizados en la zona aportando información clave para dilucidar los mecanismos de recambio de especies que actúan en la diferenciación florística a lo largo de un gradiente altitudinal extenso, permitiendo establecer una línea base para desarrollar propuestas de monitoreo de la distribución de especies vegetales bajo escenarios futuros de cambio climático y mejorar la gestión de territorios en función de conservar áreas boscosas que mantengan representatividad de los diversos ecosistemas caracterizados en este estudio y que favorezcan la conectividad de los mismos.

7 BIBLIOGRAFÍA

- Arens, N; Sánchez, P. 1998. Distribution of tree ferns (Cyatheaceae) across the successional mosaic in an Andean cloud forest, Nariño, Colombia. *American Fern Journal*. 88(2):60-71
- Balfour, D; Bond, W. 1993. Factors limiting climber distribution and abundance in a southern African Forest. *Journal of Ecology*. 81:93-99
- Bernard, F; De Groot, R ; Campos, J. 2009. Valuation of tropical forest services and mechanisms to finance their conservation and sustainable use: A case study of Tapantí National Park, Costa Rica. *Forest Policy and Economics* 11:174-183.
- Berner, P. 1992. Effects of slope on the dynamics of a tropical montane oak-bamboo forest in Costa Rica. Ph.D. dissertation. Gainesville, US, University of Florida.
- Blaser, J; Camacho, M. 1991. Estructura, composición y aspectos silviculturales de un bosque de roble (*Quercus* spp.) del piso montano en Costa Rica Turrialba, CR, CATIE. 68 p. (Serie Técnica. Informe Técnico no 185).
- Bohlman, S; Laurance, W; Laurance, S; Nascimento, H; Fearnside, P; Andrade, A. 2008. Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. *Journal of Vegetation Science*. 19(6): 863-874
- Borcard, D; Legendre, P; Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73(3):1045-1055

- Bush, M; Hanselmann, J; Hooghiemstra, H. Andean montane forest and climate change. *In* Bush, M; Flenley, J; Gosling, W. eds. Tropical rainforest responses to climate change. 2 ed. Berlin, DE, Springer. 35-61 p.
- Burger, W. 1980. Why are there so many kinds of flowering plants in Costa Rica? *Brenesia*. 17:371-388
- Caceres, M. de; Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*. <http://sites.google.com/site/miqueldecaceres/>
- Chain, A; Finegan, B; Vilchez, S; Casanoves, F. 2012. Determinants of rain forest variation on altitudinal gradient in southern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 28:1-19
- Chapman, M; Underwood, A. 1999. Ecological patterns in multivariate assemblages: information and interpretation of negative values in ANOSIM tests. *Marine Ecology Progress Series*. (180):257-265
- Churchill, S; Balslev, H; Forero, E; Luteyn, J. 1995. Introduction. *In* Churchill, S; Balslev, H; Forero, E; Luteyn, J. eds. Biodiversity and conservation of neotropical montane forests. The neotropical montane forest biodiversity and conservation symposium (1993, New York) Proceedings. xi-xiii
- Chust, G; Chave, J; Condit, R; Aguilar, S; Lao, S; Pérez, R. 2006. Determinants and spatial modeling of tree β -diversity in a tropical forest landscape in Panama. *Journal of vegetation science*. 17: 83-92
- Clark, D.B; Clark, D, A; Read, J. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology*. 86: 101-112
- Clarke 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*. (18):117-143
- Condit, R; Pitman, N; Leigh Jr, E; Chave, J; Terborgh, J; Foster, R; Nuñez, P; Aguilar, S; Valencia, R; Villa, G; Muller-Landau, H; Losos, E; Hubbell, S. 2002. Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. *Science* 295:666-668.
- Cuello, N. 2002. Altitudinal changes of forest diversity and composition in the Ramal de Guaramacal in the Venezuelan Andes. *Ecotropicos* 15(2):160-176
- Di Rienzo, JA; Casanoves, F; Pla, L; Vilchez, S; Di Rienzo, MJ. 2010. Qeco-Quantitative ecology software: A collaborative approach. *Latin American Journal of Conservation* 1:73-75

- Di Rienzo, J; Casanoves, F; Balzarini, M; Gonzalez, L; Tablada, M; Robledo, C. 2011. InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, FCA. Cordoba, AR, Universidad Nacional de Cordoba.
- Dray, S; Legendre, P; Peres-Neto, P. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbor matrices (PCNM). *Ecological Modelling* (196): 483-493
- Dufrene, M; Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67(3):345-366
- Engelbrecht, B; Comita, L; Condit, R; Kursar, T; Tryee, M; Turner, B; Hubbell, S. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*. 447: 80-82
- Fassbender, H. 1987. Química de suelos con énfasis en suelos de América Latina. 2 ed. San José, CR. IICA. 420 p.
- Faber- Langendoen, D; Gentry, A. 1991. The structure and diversity of rain forests at Bajo Calima, Chocó region, western Colombia. *Biotropica* 23(1):2-11
- Ferran, F; Orozco, L; Rivas, C; Salazar, R; Varsa, A. 1995. Cordillera de Talamanca-La Amistad: Un patrimonio mundial. *Revista Forestal Centroamericana* 13(4):41-45.
- Gentry, A. 1988. Changes in plant community diversity and florist composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* (75):1-34.
- _____. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. *In* Putz, F; Mooney, H. eds. *The biology of vines*. Cambridge, UK. Cambridge University Press. 3-49 p.
- _____. 1992. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos* 63(1):19-28
- _____. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forest. *In* Churchill, S; Balslev, H; Forero, E; Luteyn, J. eds. *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests. The neotropical montane forest biodiversity and conservation symposium (1993, New York) Proceedings*. p. 103-126
- Gerwing, J; Schnitzer, S; Burnham, R; Bongers, F; Chave, J; de Walt, S; Ewango, C; Foster, R; Kenfack, D; Martínez-Ramos, M; Parren, M; Parthasarathy, N; Pérez-Salicrup, D; Putz, F; Thomas, D. 2006. A standard protocol for lianas censuses. *Biotropica* 38(2):256-261.

- Givnish, T. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology*. 87:193-210.
- Goslee, S.C. and Urban, D.L. 2007. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software* 22(7):1-19.
- Grayum, M; Hammel, B; Zamora, N. 2004. El ambiente físico. *In* Hammel, B; Grayum, M; Herrera, C; Zamora, N eds. *Manual de plantas de Costa Rica Volumen I: Introducción*. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, USA. p. 51-90
- Guariguata, M; Kattan, G. 2002. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago, CR, LUR. 691 p.
- Heaney, A; Proctor, J. 1990. Preliminary studies on forest structure and floristics on Volcán Barva, Costa Rica. *Journal of tropical Ecology*. 6(3):307-320
- Herrera, B; Finegan, B. 1997. Substrate conditions, foliar nutrients and the distributions of two canopy tree species in Costa Rican secondary rain forest. *Plant and Soil*. 191:259-267
- Hijmans, R; Cameron, S; Parra, J; Jones, P; Jarvis, A; Richardson, K. 2011. Worldclim: Global climate data. <http://www.worldclim.org>.
- Holdridge, L. 2000. *Ecología basada en zonas de vida*. 5 rep. San José, CR, IICA. 216 p.
- IMN (Instituto Meteorológico de Costa Rica). 2012. (en línea). Consultado 4 febrero del 2012. Disponible en: <http://www.imn.ac.cr/educacion/CLIMA%20DE%20COSTA%20RICA.html>
- ITCR (Instituto Tecnológico de Costa Rica). 2008. *Atlas digital de Costa Rica*. Escuela de Ingeniería Forestal, Laboratorio de Información Geográfica. Cartago, CR
- Jordán, A. 2006. *Manual de edafología*. Universidad de Sevilla, ES. 143 p.
- Jimenez-Castillo, M; Wiser, S; Lusk, C. 2007. Elevational parallels of latitudinal variation in the proportion of lianas in woody floras. *Journal of Biogeography*. 34:163-168
- Kappelle, M; Van Uffelen, J-G; Cleef, A. 1995. Altitudinal zonation of montane *Quercus* forest along two transects in Chirripó National Park, Costa Rica. *Vegetatio* 119:119-153
- _____. Zamora, N. 1995. Changes in woody species richness along an altitudinal gradient in Talamanca Montane *Quercus* Forest, Costa Rica. *In* Churchill, S; Balslev, H; Forero, E; Luteyn, J. eds. *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests*. The neotropical montane forest biodiversity and conservation symposium (1993, New York) Proceedings. p.135-148.

- _____. Geuze, T; Leal, M; Cleef, A. 1996. Successional age and forest structure in a Costa Rican upper montane *Quercus* forest. *Journal of Tropical Ecology*. 12(5):681-698
- _____. 2001. Costa Rica. In Kappelle, M; Brown, A. eds. *Bosques nublados del neotropico*. Santo Domingo de Heredia, CR, INBio. 301-370 p.
- Körner, C. The use of altitude in ecological research. *Trends in ecology and evolution*. 22(11) 569-574
- Lamprecht, H. 1990. *Silvicultura en los trópicos*. Trad. A. Carrillo. Eschborn, GE, GTZ. 335 p.
- Legendre, P; Fortin, M. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80(2):107-138
- _____. Gallagher, E. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecología* 129(2): 271-280
- _____. Borcard, D; Peres-Neto, P. 2005. Analyzing beta diversity partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75(4):435-450
- _____. 2008. Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of plant ecology* 1(1):3-8
- López, A; Olano, J. 2006. Con los pies en el suelo: incluyendo la estructura espacial de los datos en los análisis multivariantes. *Ecosistemas* 15(3):59-67
- Malhi, Y; Silman, M; Salinas, M; Bush, M; Meir, P; Saatchi, S. 2010. Elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology*. 16(12):3171-3175
- Martin, P; Fahey, T; Sherman, R. 2010. Vegetation zonation in a neotropical montane forest: environment, disturbance and ecotones. *Biotropica* 43(5):533-543.
- Marrs, J; Proctor, J; Heaney, A; Mountford, M. 1988. Changes in soil nitrogen-mineralization and nitrification along an altitudinal transect in tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*. 76(2): 466-482
- Matteucci, S; Colma, A. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. Washington, D.C, OEA. 168 p.
- Mostacedo, B; Balcázar, J; Montero, J. 2006. Tipos de bosque, diversidad y composición florística en la Amazonía sudeste de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 41(2):99-116.

- Murrieta, E; Finegan, B; Delgado, D; Villalobos, R; Campos, J. 2007. Identificación y caracterización florística de bosques naturales en el Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca, Costa Rica. *Recursos Naturales y Ambiente* (51-52):57-68.
- Oksanen, J; Blanchet, F; Kindt, R; Legendre, P; Minchin, P; O'Hara, R; Simpson, L; Solymos, P; Stevens, H; Wagner, H. 2013. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.1-25/r2418. <http://R-Forge.R-project.org/projects/vegan/>
- Orozco, L. 1991. Estudio ecológico y estructura horizontal de seis comunidades boscosas en la cordillera de Talamanca, Costa Rica. Turrialba, CR, CATIE. 33 p. (Serie Técnica. Informe técnico no.176.
- Primack, R. 1993. *Essentials of conservation biology*. Massachusetts, US. Sinauer. 564 p.
- Phillips, O; Núñez, P; Lorenzo, A; Peña, A; Chuspe, M; Galiano, W; Yli-Halla, M; Rose, S. 2003. Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology*. 91(5):757-775
- Pimm, S; Gittleman, J. 1996. Biological diversity: Where is it? *In* Samson, F; Knopf, F. eds. *Ecosystem management selected readings*. New York, US. Springer. 8-9 p.
- Pollard, K; Gilbert, H; Ge, Y; Taylor, S; Dudoit, S. s.f. *multtest: resampling-based multiple hypothesis testing*. R package version 2.14.0
- Potts, M; Ashton, P; Kaufman, L; Plotkin, J. 2002. Habitat patterns in tropical rain forests: a comparison of 105 plots in northwest Borneo. *Ecology* 83(10):2782-2797
- Pyke, C; Condit, R; Aguilar, S; Lao, S. 2001. Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *Journal of Vegetation Science* 12: 553-566
- R Development Core Team. 2008. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna (AT). <http://www.R-project.org>.
- Ruokolainen, K; Tuomisto, H; Macía, M; Higgins, M; Yli-Halla, M. 2007. Are floristic and edaphic patterns in Amazonian rain forest congruent for trees, pteridophytes and Melastomataceae? *Journal of Tropical Ecology*. 23: 13-25
- Schnitzer, S; Dalling, J; Carson, W. 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology*. 88:655-666.

- Schnitzer, S; Bongers, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution*. 17(5):223-230
- Sesnie, S; Finegan, B; Gessler, P; Ramos, Z. 2009. Landscape-scale environmental and floristic variation in Costa Rican old growth rain forest remnants. *Biotropica* 41(1):16-26.
- Simpson, G. 2012. permute: Functions for generating restricted permutations of data. R package version 0.7-0. <http://CRAN.R-project.org/package=permute>
- SINAC (Sistema Nacional de Áreas de Conservación, CR). 2011. Áreas silvestres protegidas. [http://www .sinac.go.cr](http://www.sinac.go.cr).
- Smith, T; Bruford, M; Wayne, R. 1996. The preservation of process: The missing element of conservation programs. *In* Samson, F; Knopf, F. eds. *Ecosystem management selected readings*. New York, US. Springer. 71-75 p.
- Suárez de Castro, F. 1979. *Conservación de suelos*. 3 ed. San José, CR. IICA. 315 p.
- Tanner, E; Vitousek, P; Cuevas, E. 1998. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains.
- Valencia, R; Balslev, H; Paz y Miño, G. 1994. High tree-alpha diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3:21-28.
- Venegas, G; Camacho, M. 2001. Efecto de un tratamiento silvicultural sobre la dinámica de un bosque secundario montano en Villa Mills, Costa Rica. Turrialba, CR, CATIE. 22 p. (Serie Técnica. Informe Técnico no. 322).
- Zamora, N; Artavia, M; Delgado, D; Camacho, M. 1997. Especies vegetales de un bosque tropical húmedo primario manejado. Finca Tirimbina, Noreste de Costa Rica. *Manejo Forestal Tropical*. Turrialba, CR. CATIE. 8p.
- Zamora, N; Hammel, B; Grayum, M. 2004. Vegetación. *In* Hammel, B; Grayum, M; Herrera, C; Zamora, N. eds. *Manual de plantas de Costa Rica Volumen I: Introducción*. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, USA. p. 91-216
- Wilcke, W; Oelemann, Y; Schmitt, A; Valarezo, C; Zech, W; Homeier, J. 2008a. Soil properties and tree growth along an altitudinal transect in Ecuadorian tropical montane forest. *Journal of Plant nutrition and Soil Science*. 171: 220-230
- _____. Yasin, S; Schmitt, A; Valarezo, C; Zech, W. 2008b. Soils along the altitudinal transect and in catchments. *In* Beck, E; Bendix, J; Kottke, I; Mackeshin, F; Mosandl, R. eds. *Gradients in a tropical mountains ecosystems of Ecuador*. Ecological Studies. Berlín DE. Springer. V.198, p.75-85

ANEXOS

Anexo 1. Datos generales de ubicación de las 32 parcelas de muestreo en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills

Sitio	Tipo	Código	Coordenadas		Altitud m.s.n.m	Zona de Vida*
			Norte	Oeste		
Parque Nacional Barbilla	Permanente	PNB1	560610	1101413	490	bmh-P
Parque Nacional Barbilla	Permanente	PNB2	560715	1101056	550	bmh-P
Parque Nacional Barbilla	Permanente	PNB3	560912	1100767	620	bmh-P
Parque Nacional Barbilla	Permanente	PNB4	561140	1100308	570	bmh-P
Parque Nacional Barbilla	Permanente	PNB5	561013	1101390	440	bmh-P
Parque Nacional Barbilla	Permanente	PNB6	561221	1100598	580	bmh-P
Parque Nacional Barbilla	Temporal	PNB7	561248	1100976	520	bmh-P
Parque Nacional Barbilla	Temporal	PNB8	561569	1100363	540	bmh-P
Parque Nacional Barbilla - Punta Lanza	Temporal	PL1	567929	1103990	430	bmh-P
Parque Nacional Barbilla - Punta Lanza	Temporal	PL2	567241	1104363	510	bmh-P
La Esperanza de Atirro	Permanente	EA1	538740	1082737	1000	bp-P
La Esperanza de Atirro	Permanente	EA2	538338	1083140	1010	bp-P
Reserva Biológica el Copal	Permanente	RBC1	527475	1081183	1010	bp-P
Reserva Biológica el Copal	Permanente	RBC2	526760	1081567	1120	bp-P
Parque Nacional Tapantí	Permanente	PNT1	522072	1079639	1425	bp-P
Parque Nacional Tapantí	Permanente	PNT2	522288	1079211	1560	bp-P
Parque Nacional Tapantí	Permanente	PNT3	522284	1078881	1635	bp-MB
Parque Nacional Tapantí	Permanente	PNT5	523484	1077813	1400	bp-P
Parque Nacional Tapantí	Permanente	PNT6	522935	1078099	1560	bp-P
Parque Nacional Tapantí	Permanente	PNT7	522480	1078142	1660	bp-MB
Parque Nacional Tapantí - La Esperanza	Permanente	PNTE1	515616	1074178	2150	bp-MB
Parque Nacional Tapantí - La Esperanza	Permanente	PNTE2	515749	1073770	2220	bp-MB
Parque Nacional Tapantí - La Esperanza	Permanente	PNTE3	515510	1073296	2350	bp-MB
Parque Nacional Tapantí - La Esperanza	Permanente	PNTE4	514165	1070765	2600	bp-M
Reserva Forestal Río Macho- Villa Mills	Permanente	VM1	533280	1058232	2700	bp-M
Reserva Forestal Río Macho- Villa Mills	Permanente	VM2	533056	1058483	2810	bp-M
Reserva Forestal Río Macho- Villa Mills	Permanente	VM3	532341	1058763	2740	bp-M
Reserva Forestal Río Macho- Villa Mills	Permanente	VM4	532494	1058567	2780	bp-M
Reserva Forestal Río Macho- Villa Mills	Permanente	VM5	534132	1057111	2750	bp-M
Reserva Forestal Río Macho- Villa Mills	Permanente	VM6	534435	1057075	2730	bp-M
Reserva Forestal Río Macho- tres de junio	Temporal	TJ1	519596	1063551	2950	bp-M
Reserva Forestal Río Macho- tres de junio	Temporal	TJ2	519868	1063746	2920	bp-M

*Zonas de vida: bosque muy húmedo Premontano (bmh-P); bosque pluvial Premontano (bp-P); bosque pluvial Montano Bajo (bp-MB); bosque pluvial Montano (bp-M)

Anexo 2. Protocolo para establecer el punto de medición de lianas.

Código	Descripción
A	Liana que asciende libre al dosel, medida a 130 cm desde el punto de enraizamiento principal.
B	Liana que envuelve al árbol, medida a 130 cm desde el punto de enraizamiento a lo largo del tallo de la liana.
C	Liana bifurcada abajo de 130 cm desde el punto de enraizamiento principal, medida 20 cm por debajo del punto de ramificación.
D	Liana que asciende al dosel, luego desciende y enraíza para ascender nuevamente, se mide a 130 cm desde el último enraizamiento, ignorando el "arco" que forma detrás de ese punto de enraizamiento.
E	Liana que como el caso D, asciende y desciende varias veces enraizando y produciendo varias ramas que ascienden al dosel, se miden cada rama individualmente a 130 cm desde su punto de enraizamiento y se consideran como tallos clonales de un mismo individuo
F	Lianas con raíces adventicias enraizadas más allá de 80 cm del punto de enraizamiento principal, se miden a 50 cm a partir de la última raíz adventicia.
G	Liana que ramifica debajo de 130 cm pero con un tallo principal muy irregular o que ramifica muy cerca del suelo, se miden las ramas separadamente a 130 cm y se consideran como tallos múltiples del mismo individuo

Fuente: Adaptado de Gerwing *et al* 2006

Anexo 3 Especies indicadoras por tipo de bosque del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. Costa Rica

Coespec	Tipo de bosque	VI	p-value	Coespec	Tipo de bosque	VI	p-value	Coespec	Tipo de bosque	VI	p-value
SOCREX	1	1,00	0,005	GUARRH	1	0,71	0,020	QUAROC	1	0,45	0,250
PROTRA	1	1,00	0,005	GRAFSP	1	0,71	0,020	HEISCO	1	0,45	0,255
MINQGU	1	1,00	0,005	CASEAR	1	0,65	0,045	CALYAC	1	0,45	0,245
WELFRE	1	1,00	0,005	CALOBR	1	0,65	0,030	LICNSP	1	0,45	0,240
GARCMG	1	1,00	0,005	HEDYBO	1	0,64	0,125	RUPTCA	1	0,45	0,220
EUTEPR	1	0,98	0,005	DENBBO	1	0,63	0,050	GUARBU	1	0,45	0,265
FARAOC	1	0,95	0,005	VIROSE	1	0,63	0,060	PSYCPA	1	0,45	0,310
BROSGU	1	0,95	0,005	PSEUSU	1	0,63	0,050	PALIUM	1	0,45	0,310
IRIADE	1	0,89	0,005	MICRME	1	0,63	0,075	CINN01	1	0,45	0,310
MABEOC	1	0,89	0,005	BEILCO	1	0,63	0,070	CASESY	1	0,45	0,445
ARDIFI	1	0,89	0,010	STERRE	1	0,63	0,065	VIROMA	1	0,45	0,265
BROSLA	1	0,89	0,005	INGAJI	1	0,63	0,065	LOZAPI	1	0,45	0,275
VIROMU	1	0,89	0,005	INGADE	1	0,63	0,060	DISCGU	1	0,45	0,275
HEDYSC	1	0,89	0,005	TOVOLO	1	0,63	0,030	TALASP	1	0,45	0,285
PENGCO	1	0,84	0,015	PROTPA	1	0,63	0,030	MAQUGU	1	0,45	0,220
CUPAMA	1	0,84	0,015	HIRTME	1	0,63	0,030	ALCOFL	1	0,45	0,180
HENROD	1	0,84	0,010	POUTCA	1	0,63	0,025	POUT01	1	0,45	0,180
ROUPMO	1	0,84	0,010	LICNCO	1	0,63	0,025	POUT02	1	0,45	0,180
CARAGU	1	0,84	0,005	ASPISR	1	0,63	0,020	EUGESI	1	0,45	0,190
COUSHO	1	0,84	0,005	RINOHU	1	0,63	0,035	ANNOMO	1	0,45	0,150
TETRPA	1	0,81	0,005	HENRTU	1	0,63	0,045	TRIOGA	1	0,45	0,150
DENDAR	1	0,80	0,005	POURMI	1	0,63	0,040	AMPEMA	1	0,45	0,180
INGAPE	1	0,80	0,005	POUTVI	1	0,63	0,040	CINNCI	1	0,45	0,180
PROTCO	1	0,78	0,005	SLOAGU	1	0,63	0,040	CORDLU	1	0,45	0,195
MICRCR	1	0,77	0,015	HYERAL	1	0,60	0,085	SLOALU	1	0,45	0,200
MACRCR	1	0,77	0,010	MARILA	1	0,60	0,085	LICAEX	1	0,45	0,205
MARAPA	1	0,77	0,010	MICOPU	1	0,60	0,060	QUALPO	1	0,45	0,220
ELA EGL	1	0,77	0,015	ANAXCR	1	0,55	0,095	LAETSP	1	0,45	0,190
MATUTR	1	0,77	0,005	COUEPO	1	0,55	0,095	SLOALO	1	0,45	0,195
OTOBNO	1	0,76	0,015	PSYCLU	1	0,55	0,125	INGAMA	1	0,45	0,195
NECTUM	1	0,76	0,025	GUARGE	1	0,55	0,120	STERCO	1	0,45	0,195
GUARGU	1	0,74	0,015	METTES	1	0,55	0,115	OCOTCE	1	0,38	0,465
TOVOWE	1	0,74	0,060	HIPPAL	1	0,55	0,090	MANISA	1	0,32	0,635
PROTPI	1	0,71	0,020	GUARGL	1	0,55	0,075	HAMPMA	1	0,32	0,635
CHRYCO	1	0,71	0,020	VIROKO	1	0,55	0,065	ALCHFL	1	0,32	0,635
INGAAL	1	0,71	0,020	CORDDW	1	0,55	0,050	HIPPPA	1	0,32	0,635
INGATH	1	0,71	0,025	UNONPI	1	0,55	0,090	DICHDO	1	0,32	0,645
QUIISC	1	0,71	0,025	NAUCNA	1	0,55	0,080	DENDCA	1	0,32	0,645
CYATDE	1	0,71	0,050	TAPIGU	1	0,55	0,080	CONOMI	1	0,32	0,645
HUMIDI	1	0,71	0,015	MOURGL	1	0,53	0,120	BEILPE	1	0,32	0,645
PAUSTR	1	0,71	0,015	CASECO	1	0,53	0,135	EUGEHR	1	0,32	0,645
QUARBR	1	0,71	0,010	ARDICO	1	0,48	0,475	CORDCY	1	0,32	0,630
APEIME	1	0,71	0,005	GARCMA	1	0,46	0,205	TERMBU	1	0,32	0,630
LACUPA	1	0,71	0,010	HIRTTR	1	0,46	0,240	GUATAE	1	0,32	0,630
AMAICO	1	0,71	0,020	MELIIS	1	0,46	0,215	MARLME	1	0,32	0,630

Anexo 3. Continuación.....

Coespec	Tipo de bosque	VI	p-value	Coespec	Tipo de bosque	VI	p-value	Coespec	Tipo de bosque	VI	p-value
PSYCCL	1	0,32	0,630	MAYTGU	1	0,32	0,625	GUARCH	2	0,71	0,030
CLARBI	1	0,32	0,630	OCOTAW	1	0,32	0,625	OREOPT	2	0,71	0,030
CHOMVE	1	0,32	0,630	COMPME	1	0,32	0,625	VIROGU	2	0,71	0,030
QUAROB	1	0,32	0,630	CYNORE	1	0,32	0,625	CYATDE	2	0,71	0,050
CALY01	1	0,32	0,630	LECOAM	1	0,32	0,625	MICODN	2	0,71	0,030
TABECH	1	0,32	0,630	PICRSP	1	0,32	0,625	CHIMPA	2	0,71	0,015
INGA01	1	0,32	0,665	POUT03	1	0,32	0,625	FICUNY	2	0,71	0,010
STEPCR	1	0,32	0,665	LICNHY	1	0,32	0,625	PLEULI	2	0,71	0,010
VIROSP	1	0,32	0,665	LICAS2	1	0,32	0,625	OCOTRI	2	0,71	0,010
PRADAT	1	0,32	0,665	TAPUGU	1	0,32	0,625	DENDQU	2	0,71	0,010
AEGIAN	1	0,32	0,665	PARATR	1	0,32	0,610	COUEPL	2	0,71	0,010
LICAMI	1	0,32	0,665	TERMAM	1	0,32	0,610	INGABA	2	0,71	0,010
LICATR	1	0,32	0,665	MICOEL	1	0,32	0,600	GUETCR	2	0,71	0,010
INGAUM	1	0,32	0,665	PERSSC	1	0,32	0,600	OCOTPA	2	0,71	0,010
ZYGISP	1	0,32	0,665	CALY02	1	0,32	0,610	ALSO01	2	0,71	0,010
SIMAAM	1	0,32	0,665	CONCGU	1	0,32	0,610	ZANTPA	2	0,71	0,015
MYRC02	1	0,32	0,645	PERSAM	1	0,32	0,610	MOLLCO	2	0,71	0,010
DICHAX	1	0,32	0,645	GARCMC	1	0,32	0,610	STAPOX	2	0,71	0,010
VANTBA	1	0,32	0,645	DACRSP	1	0,32	0,610	PTERO1	2	0,71	0,010
ALIBAT	1	0,32	0,645	PERRSE	2	1,00	0,005	INGACH	2	0,69	0,030
STRYMI	1	0,32	0,645	TETOEU	2	1,00	0,005	TICOIN	2	0,68	0,040
MICOAF	1	0,32	0,665	PSYCBE	2	0,99	0,005	PACHAQ	2	0,68	0,035
ORMOAM	1	0,32	0,645	POURBI	2	0,97	0,005	CINNCH	2	0,66	0,020
HENRDI	1	0,32	0,645	HEDYSC	2	0,89	0,005	SAPIGL	2	0,66	0,015
THEOSI	1	0,32	0,645	PTERRO	2	0,87	0,005	CASEAR	2	0,65	0,045
ANNOAM	1	0,32	0,625	INGASA	2	0,87	0,005	CALOBR	2	0,65	0,030
MICOSI	1	0,32	0,590	CHIOVE	2	0,87	0,005	ALFAMA	2	0,64	0,030
AFQUIN	1	0,32	0,590	BILLRO	2	0,85	0,005	BEILCO	2	0,63	0,070
AFAB01	1	0,32	0,590	VOCHAL	2	0,83	0,005	DYSTPA	2	0,63	0,025
AFSPAC	1	0,32	0,590	HYEROB	2	0,83	0,005	CASETA	2	0,63	0,030
CROTSC	1	0,32	0,600	FICUCU	2	0,81	0,005	MARILA	2	0,60	0,085
EUGETR	1	0,32	0,600	INGAPE	2	0,80	0,005	HYERAL	2	0,60	0,085
SACOTR	1	0,32	0,600	DENDAR	2	0,80	0,005	MICOPU	2	0,60	0,060
BACTSP	1	0,32	0,600	CECRIN	2	0,80	0,010	MACAMA	2	0,57	0,095
ORMOIN	1	0,32	0,600	PROTCO	2	0,78	0,005	GUARMI	2	0,56	0,135
GUAT01	1	0,32	0,590	ALCHLA	2	0,77	0,020	GORDFR	2	0,56	0,105
DESC04	1	0,32	0,590	DUSSMA	2	0,76	0,005	ELAAAU	2	0,55	0,070
MICO01	1	0,32	0,590	NECTUM	2	0,76	0,025	CORDCR	2	0,55	0,055
DESC02	1	0,32	0,590	OTOBNO	2	0,76	0,015	CYATDI	2	0,55	0,095
DESC03	1	0,32	0,590	TOVOWE	2	0,74	0,060	GUARKU	2	0,55	0,040
DESC01	1	0,32	0,590	GUARGU	2	0,74	0,015	CONCPL	2	0,55	0,095
AFOC01	1	0,32	0,590	INGAAL	2	0,71	0,020	CASECO	2	0,53	0,135
LAUR01	1	0,32	0,590	QUARPA	2	0,71	0,030	MOURGL	2	0,53	0,120
CINNCO	1	0,32	0,590	POUTAF	2	0,71	0,030	CALTCO	2	0,51	0,740
VIRO02	1	0,32	0,590	HUERGL	2	0,71	0,030	CLETCO	2	0,51	0,245

Anexo 3. Continuación

Coespec	Tipo de bosque	VI	p-value	Coespec	Tipo de bosque	VI	p-value	Coespec	Tipo de bosque	VI	p-value
ENDLFO	2	0,50	0,165	CEDRTO	2	0,48	0,445	CLETPY	3	0,67	0,010
POSOLA	2	0,50	0,165	FICUTO	2	0,47	0,170	SCHERO	3	0,67	0,055
OCOTDE	2	0,50	0,130	HERNDI	2	0,47	0,125	OCOTHO	3	0,64	0,030
SLOA01	2	0,50	0,130	HIRTTR	2	0,46	0,240	DYSTPA	3	0,63	0,025
INGAPU	2	0,50	0,130	MELIIS	2	0,46	0,215	CASETA	3	0,63	0,030
BILLCO	2	0,50	0,130	GARCMA	2	0,46	0,205	BEILCO	3	0,63	0,070
RAUVAF	2	0,50	0,130	CASESY	2	0,45	0,445	OCOTEN	3	0,63	0,045
COCCTU	2	0,50	0,130	MELIVE	2	0,45	0,210	EUGEOC	3	0,58	0,050
EUGEBA	2	0,50	0,130	CASPEL	2	0,45	0,205	ANIBVE	3	0,58	0,050
CALTSP	2	0,50	0,165	TALAGL	2	0,45	0,170	OCOTAL	3	0,58	0,050
OCOTRU	2	0,50	0,165	INGAOE	2	0,45	0,225	DICKSE	3	0,58	0,045
TAPIME	2	0,50	0,165	NECTSM	2	0,43	0,640	MICOCA	3	0,58	0,145
NECTCU	2	0,50	0,250	PALIBE	2	0,42	0,345	INGAAU	3	0,58	0,070
MARGNO	2	0,50	0,165	DRYPBR	2	0,41	0,405	DENDSP	3	0,58	0,070
ARDIST	2	0,50	0,165	HAMPAP	2	0,40	0,585	VIBUCO	3	0,58	0,160
HERNST	2	0,50	0,165	OCOTCE	2	0,38	0,465	ALCHGU	3	0,58	0,070
INGA02	2	0,50	0,165	POUTRE	3	1,00	0,005	POUTDU	3	0,58	0,060
AFOC02	2	0,50	0,165	ILEXLA	3	1,00	0,005	MYRSCO	3	0,58	0,045
GUATCO	2	0,50	0,165	OREOME	3	0,91	0,005	PLEUPA	3	0,58	0,030
FICUBR	2	0,50	0,165	PARASP	3	0,91	0,005	PARACR	3	0,58	0,030
PEREGU	2	0,50	0,165	ALSOFI	3	0,91	0,005	MERIPH	3	0,58	0,040
QUERCU	2	0,50	0,095	SYMPGL	3	0,91	0,005	CINNTR	3	0,58	0,030
PERSSI	2	0,50	0,095	QUERBU	3	0,91	0,005	NECTSA	3	0,58	0,030
RICHOB	2	0,50	0,095	OCOTPR	3	0,87	0,005	EUGESP	3	0,58	0,030
TRIOGR	2	0,50	0,120	BILLRO	3	0,85	0,005	SAURMO	3	0,58	0,030
HYDRDI	2	0,50	0,095	HYEROB	3	0,83	0,005	DENDGO	3	0,58	0,045
PSEUGL	2	0,50	0,095	ARDICA	3	0,82	0,005	MAGNPO	3	0,58	0,045
AFMI01	2	0,50	0,095	DRIMGR	3	0,82	0,005	WEINWE	3	0,58	0,045
POUTGL	2	0,50	0,095	CYATSP	3	0,82	0,010	PRUNFO	3	0,58	0,045
ALSO02	2	0,50	0,095	INGALO	3	0,82	0,005	OCOTME	3	0,58	0,040
RHODKU	2	0,50	0,095	FICUCU	3	0,81	0,005	ELAAGL	3	0,58	0,040
MICO06	2	0,50	0,095	OCOTIN	3	0,78	0,020	CORDCR	3	0,55	0,055
AMAIBE	2	0,50	0,095	ALCHLA	3	0,77	0,020	GUARKU	3	0,55	0,040
NECTME	2	0,50	0,120	TOVOWE	3	0,74	0,060	ELAAAU	3	0,55	0,070
SLOAAM	2	0,50	0,120	GUARGU	3	0,74	0,015	CYATDI	3	0,55	0,095
INGASE	2	0,50	0,120	LOZAMU	3	0,72	0,010	CLETCO	3	0,51	0,245
AFMARI	2	0,50	0,120	LADEBR	3	0,72	0,040	CEDRTO	3	0,48	0,445
CONOSP	2	0,50	0,130	MYRCSL	3	0,71	0,015	CASPEL	3	0,45	0,205
LICNKL	2	0,50	0,130	CYATDE	3	0,71	0,050	CASESY	3	0,45	0,445
JUNGSP	2	0,50	0,120	MICOBR	3	0,71	0,005	TALAGL	3	0,45	0,170
ABARRA	2	0,50	0,120	INGAMI	3	0,71	0,005	INGAOE	3	0,45	0,225
LONCHD	2	0,50	0,120	DENDQU	3	0,71	0,010	MELIVE	3	0,45	0,210
OCOTMA	2	0,50	0,120	CECRAN	3	0,71	0,015	NECTSM	3	0,43	0,640
DEND03	2	0,50	0,120	GUATOL	3	0,70	0,010	TABEAR	3	0,41	0,320
CONOMO	2	0,50	0,120	MICROC	3	0,68	0,030	BRUNCO	3	0,41	0,320

Anexo 3. Continuación

Coespec	Tipo de bosque	VI	p-value	Coespec	Tipo de bosque	VI	p-value	Coespec	Tipo de bosque	VI	p-value
CONOOE	3	0,41	0,335	SLOABR	3	0,41	0,230	VACCCO	4	0,65	0,015
GEONIN	3	0,41	0,320	CONOLA	3	0,41	0,230	WEINSP	4	0,65	0,030
MICO03	3	0,41	0,320	ALZAVE	3	0,41	0,310	PRUNCO	4	0,65	0,040
TURPOC	3	0,41	0,320	LICASP	3	0,41	0,310	HEDYBO	4	0,64	0,125
HELIAP	3	0,41	0,320	CAVEME	3	0,41	0,310	MICOCA	4	0,58	0,145
WEINLA	3	0,41	0,320	BEILAL	3	0,41	0,310	VIBUCO	4	0,58	0,160
CONORU	3	0,41	0,320	DENDGL	3	0,41	0,310	PODOOL	4	0,58	0,070
MICOTO	3	0,41	0,320	MOLLSP	3	0,41	0,310	ARDIGL	4	0,58	0,075
MICO05	3	0,41	0,320	BEILOV	3	0,41	0,310	MAGNSO	4	0,58	0,080
ARACBU	3	0,41	0,335	SIDEPO	3	0,41	0,310	NECTCU	4	0,50	0,250
OCOTWH	3	0,41	0,335	PHYLRU	3	0,41	0,310	RAPAMY	4	0,50	0,195
MYRC01	3	0,41	0,335	PIPECE	3	0,41	0,310	PRUMST	4	0,50	0,125
STYRGL	3	0,41	0,335	GORDSP	3	0,41	0,310	DEND01	4	0,50	0,175
MELIGL	3	0,41	0,335	CHIMSP	3	0,41	0,310	ARDICO	4	0,48	0,475
OCOTSI	3	0,41	0,550	PSYCSY	3	0,41	0,310	CEDRTO	4	0,48	0,445
ZANTME	3	0,41	0,335	HAMPAP	3	0,40	0,585	NECTSM	4	0,43	0,640
UNONCO	3	0,41	0,335	ARDIPA	3	0,39	0,600	DEND02	4	0,41	0,505
GUAT02	3	0,41	0,335	OCOTFL	3	0,38	0,470	OCOTSI	4	0,41	0,550
COUSPA	3	0,41	0,335	TRICHA	3	0,35	0,680	OCOTFU	4	0,41	0,475
HELITO	3	0,41	0,335	WEINPI	4	0,96	0,005	CLUS01	4	0,41	0,355
MAURHE	3	0,41	0,335	ILEXPA	4	0,96	0,005	CLET01	4	0,41	0,405
CUPASP	3	0,41	0,310	OCOTAU	4	0,96	0,005	PALIAD	4	0,41	0,410
OCOTPH	3	0,41	0,275	QUERBU	4	0,91	0,005	OREOXA	4	0,29	1,000
OCOTMO	3	0,41	0,275	STYRAR	4	0,90	0,005	EUGEGR	4	0,29	1,000
OCOTLA	3	0,41	0,230	CLEYTH	4	0,89	0,005	MONNCR	4	0,29	1,000
OCOTLE	3	0,41	0,275	DRIMGR	4	0,82	0,005	CORNDI	4	0,29	1,000
RHAMCA	3	0,41	0,275	OCOTIN	4	0,78	0,020	ALNUAC	4	0,29	1,000
VIBUVE	3	0,41	0,275	CYATGR	4	0,71	0,015	RHAMOR	4	0,29	1,000
RUAGGL	3	0,41	0,230	MYRSCC	4	0,71	0,010	SYMLSE	4	0,29	1,000
SALAPE	3	0,41	0,230	SCHERO	4	0,67	0,055	DIDMPI	4	0,29	1,000
AIOUCO	3	0,41	0,230	MICOSH	4	0,65	0,060				
ALSOER	3	0,41	0,230	CLETGE	4	0,65	0,070				
OCOTVA	3	0,41	0,230	QUERCS	4	0,65	0,045				

Anexo 4. Distribución por clases diamétricas de: (a) número de individuos (N) y (b) área basal (m^2) por hectárea, para árboles, helechos y palmas ≥ 10 cm de DAP muestreados en os 4 tipos de bosque identificados. Letras diferentes derivadas del ANOVA y de la prueba de comparación de medias LSD de Fisher, denotan diferencias significativas entre bosques.

a)

Clase diamétrica (cm)	Bosque 1 (N ha ⁻¹)	Bosque 2 (N ha ⁻¹)	Bosque 3 (N ha ⁻¹)	Bosque 4 (N ha ⁻¹)	F	p
10-20	396,4 ± 24,97 B	299 ± 39,48 A	306 ± 32,24 A	255,67 ± 22,80 A	5,88	0,003
20-30	104,8 ± 7,52 A	161 ± 11,89 B	104 ± 9,71 A	93,33 ± 6,83 A	8,26	0,0004
30-40	47,6 ± 5,22 A	50,0 ± 8,25 A	52,0 ± 6,74 A	38,33 ± 4,77 A	1,21	0,3226
40-50	30,0 ± 2,94 A	21,0 ± 4,66 A	23,33 ± 3,80 A	28,67 ± 2,69 A	1,34	0,2827
50-60	12,8 ± 2,19 A	15,0 ± 3,47 A	15,33 ± 2,83 A	18,0 ± 2,00 A	1,03	0,3931
>60	15,6 ± 3,10 A	11,0 ± 4,91 A	19,33 ± 4,01 A	36,0 ± 2,83 B	11,18	0,0001
Totales	607,2 ± 29,05 B	557,0 ± 45,93 AB	520,0 ± 37,50 AB	470 ± 26,52 A	4,19	0,0144

b)

Clase diamétrica (cm)	Bosque 1 (m ² ha ⁻¹)	Bosque 2 (m ² ha ⁻¹)	Bosque 3 (m ² ha ⁻¹)	Bosque 4 (m ² ha ⁻¹)	F	p
10-20	6,26 ± 0,40 B	4,92 ± 0,63 AB	4,98 ± 0,51 AB	3,97 ± 0,36 A	6,03	0,0027
20-30	4,89 ± 0,36 A	7,81 ± 0,58 B	4,86 ± 0,47 A	4,42 ± 0,33 A	8,97	0,0003
30-40	4,4 ± 0,51 A	4,69 ± 0,80 A	4,9 ± 0,65 A	3,55 ± 0,46 A	1,21	0,3244
40-50	4,75 ± 0,47 A	3,24 ± 0,75 A	3,6 ± 0,61 A	4,57 ± 0,43 A	1,54	0,2252
50-60	3,0 ± 0,50 A	3,67 ± 0,80 A	3,54 ± 0,65 A	4,11 ± 0,46 A	0,88	0,4617
>60	7,13 ± 1,78 A	4,12 ± 2,81 A	7,52 ± 2,30 A	22,74 ± 1,62 B	20,8	<0,0001
Total	30,43 ± 1,90 A	28,45 ± 3,01 A	29,40 ± 2,46 A	43,36 ± 1,74 B	12,96	<0,0001

Anexo 5. Distribución estructural de lianas: a) número de individuos (N) por clase diamétrica; b) área basal (G) por clase diamétrica y c) promedio de número de individuos y área basal por parcela por tipo de bosque. Letras diferentes derivadas de la prueba de Kruskal Wallis* y de Modelos Lineales Generalizados y Mixtos** denotan diferencias significativas entre comunidades de lianas por tipo de bosque.

a)

Clase Diamétrica (mm)	Bosque 1 N (0,25ha ⁻¹)	Bosque 2 N (0,25ha ⁻¹)	Bosque 3 N (0,25ha ⁻¹)	Pr(>Chi)**
20-40	31,0 ± 2,78 a	17,80 ± 1,33 b	3,67 ± 0,78 c	<0,0001
40-60	16,50 ± 2,03 a	11,10 ± 1,05 b	2,50 ± 0,79 c	<0,0001
60-80	4,00 ± 1,00 a	3,70 ± 0,61 a	2,00 ± 1,00 a	0,3886
80-100	2,50 ± 0,50 a	2,00 ± 1,00 a	1,00 ± 1,00 a	0,5530
100-120	1,43 ± 0,45 a	1,00 ± 1,00 a	-	0,7210
>120	3,00 ± 1,73 a	2,57 ± 0,61 a	-	0,8083

b)

Clase Diamétrica (mm)	Bosque 1 G (cm ² 0,25ha ⁻¹)	Bosque 2 G (cm ² 0,25ha ⁻¹)	Bosque 3 G (cm ² 0,25ha ⁻¹)	H	p*
20-40	126,0 ± 57,67 b	224,97 ± 172,48 b	24,08 ± 15,95 a	11,62	0,0030
40-60	201,3 ± 118,92 b	293,97 ± 237,11 b	45,18 ± 20,86 a	8,35	0,0153
60-80	134,84 ± 89,49 a	148,93 ± 67,40 a	70,85 ± 58,87 a	1,19	0,5512
80-100	151,99 ± 100,43 a	108,35 ± 5,66 a	67,93 ± 0,00 a	1,57	0,5629
100-120	124,23 ± 45,51 a	84,95 ± 0,00 a	-	1,71	0,3750
>120	484,06 ± 124,41 a	484,47 ± 0,00 a	-	0,05	0,9999

c)

	Bosque 1	Bosque 2	Bosque 3	H	p*
Número de individuos (0,25 ha ⁻¹)	37,90 ± 17,08 b	53,50 ± 37,78 b	6,17 ± 4,16 a	11,79	0,0027
Área basal (cm ² 0,25 ha ⁻¹)	1039,94 ± 411,87 a	864,40 ± 604,39 a	89,14 ± 99,10 b	11,51	0,0032

Anexo 6. Matriz de correlación con los coeficientes de Pearson entre las variables, clima y elevación de las parcelas muestreadas

	ALTITUD	Tma	Tmrd	Ti	Te	Txcm	Tnfm	Tra	Tmht	Tmst	Tmct	Tmft	Pa	Phm	Psm	Pe	Pht	Pst	Pct	Pft	Evapot	
ALTITUD	1																					
Tma	-1	1																				
Tmrd	-0,66	0,69	1																			
Ti	-0,34	0,37	0,85	1																		
Te	-0,86	0,85	0,33	-0,1	1																	
Txcm	-0,99	1,00	0,73	0,41	0,84	1																
Tnfm	-1	1,00	0,65	0,33	0,87	0,99	1															
Tra	-0,73	0,76	0,99	0,76	0,46	0,8	0,73	1														
Tmht	-0,99	1,00	0,69	0,37	0,86	1,00	1,00	0,77	1													
Tmst	-0,99	1,00	0,69	0,37	0,86	1,00	1,00	0,77	1,00	1												
Tmct	-0,99	1,00	0,69	0,36	0,86	1,00	1,00	0,76	1,00	1	1											
Tmft	-0,99	1,00	0,7	0,38	0,85	1,00	1,00	0,77	1,00	1,00	1,00	1										
Pa	-0,74	0,76	0,71	0,62	0,44	0,77	0,75	0,71	0,77	0,76	0,76	0,76	1									
Phm	-0,08	0,11	0,39	0,64	-0,29	0,12	0,09	0,29	0,11	0,1	0,1	0,11	0,7	1								
Psm	-0,92	0,92	0,56	0,3	0,78	0,92	0,93	0,62	0,93	0,92	0,92	0,92	0,88	0,34	1							
Pe	0,97	-0,97	-0,61	-0,31	-0,84	-0,96	-0,97	-0,68	-0,97	-0,97	-0,97	-0,97	-0,83	-0,21	-0,98	1						
Pht	-0,11	0,14	0,51	0,71	-0,26	0,16	0,12	0,41	0,15	0,13	0,13	0,15	0,73	0,98	0,34	-0,23	1					
Pst	-0,92	0,93	0,59	0,34	0,77	0,92	0,93	0,65	0,93	0,93	0,93	0,93	0,9	0,36	1	-0,98	0,37	1				
Pct	0,05	-0,07	-0,46	-0,36	0,03	-0,1	-0,03	-0,46	-0,05	-0,07	-0,06	-0,07	0,24	0,37	0,27	-0,12	0,26	0,24	1			
Pft	-0,92	0,94	0,67	0,43	0,74	0,94	0,94	0,72	0,94	0,94	0,94	0,94	0,9	0,35	0,97	-0,97	0,38	0,98	0,13	1		
Evapot	-0,92	0,93	0,9	0,64	0,67	0,95	0,91	0,93	0,93	0,93	0,93	0,93	0,81	0,26	0,83	-0,88	0,34	0,85	-0,25	0,89	1	

Anexo 6.....Continuación

	Altitud	Prof	%Arna	%Limo	%Arcella	pH	acidez	Ca	Mg	K	CICE	SA%	P	Zn	Cu	Fe	Mn	C	N	C/N	%MO	
Altitud	1																					
Prof	-0,6	1																				
%Arna	0,26	-0,28	1																			
%Limo	0,1	-0,24	-0,37	1																		
%Arcella	-0,33	0,43	-0,87	-0,14	1																	
pH	-0,57	0,33	0,22	-0,04	-0,21	1																
acidez	-0,52	0,49	-0,55	0,04	0,56	-0,2	1															
Ca	-0,34	0,23	0,16	-0,18	-0,08	0,68	-0,25	1														
Mg	-0,66	0,44	0,11	-0,26	0,02	0,64	0,24	0,76	1													
K	-0,61	0,6	-0,4	-0,02	0,44	0,46	0,39	0,46	0,52	1												
CICE	-0,7	0,6	-0,46	-0,05	0,52	0,11	0,91	0,17	0,6	0,59	1											
SA%	0,27	-0,23	-0,34	0,23	0,24	-0,77	0,42	-0,92	-0,67	-0,34	0,03	1										
P	0,62	-0,29	-0,15	0,01	0,16	-0,54	-0,13	-0,35	-0,56	-0,28	-0,3	0,38	1									
Zn	-0,19	0,51	-0,55	-0,1	0,64	-0,3	0,58	-0,15	0,05	0,29	0,52	0,27	0,1	1								
Cu	0,35	-0,37	0,18	-0,2	-0,08	-0,2	-0,21	-0,08	-0,07	-0,43	-0,24	0,04	0,09	-0,03	1							
Fe	0,32	-0,4	-0,06	0,05	0,04	-0,41	-0,08	-0,42	-0,51	-0,45	-0,27	0,41	0,45	-0,17	0,37	1						
Mn	-0,61	0,46	-0,3	-0,07	0,35	0,35	0,32	0,2	0,38	0,35	0,42	-0,13	-0,4	0,35	-0,23	-0,23	1					
C	0,66	-0,14	0,32	-0,2	-0,23	-0,43	-0,35	-0,22	-0,38	-0,26	-0,45	0,15	0,59	-0,01	0,06	-0,02	-0,39	1				
N	0,34	0,14	0,33	-0,31	-0,19	-0,17	-0,27	0,11	-0,04	-0,01	-0,23	-0,2	0,29	0,05	-0,03	-0,17	-0,15	0,82	1			
C/N	0,78	-0,53	0,26	0,03	-0,29	-0,53	-0,41	-0,49	-0,63	-0,53	-0,63	0,44	0,55	-0,15	0,22	0,16	-0,54	0,7	0,2	1		
%MO	0,66	-0,14	0,32	-0,2	-0,23	-0,43	-0,35	-0,22	-0,38	-0,26	-0,45	0,15	0,59	-0,01	0,06	-0,02	-0,39	1,00	0,82	0,7	1	

ARTÍCULO 2. DISTRIBUCIÓN ACTUAL Y POTENCIAL BAJO ESCENARIOS DE CAMBIO CLIMÁTICO DE ESPECIES INDICADORAS DE TIPOS DE BOSQUE EN EL GRADIENTE ALTITUDINAL “CARIBE-VILLA MILLS”, COSTA RICA

RESUMEN

El presente estudio tiene por objeto evaluar el efecto potencial del cambio climático sobre la distribución de 14 especies de árboles indicadores de tipos de bosque en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills ubicado en la ladera Atlántica de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica, utilizando escenarios climáticos futuros de la familia A1B para los horizontes de tiempo 2020 y 2080. La modelación de las distribuciones potenciales actuales y futuras de las especies se realizó mediante la técnica de Ordenación Aditiva Restringida (CAO), la cual es una variante de los Modelos Aditivos Generalizados (GAM) y la técnica de Ordenación Restringida Cuadrática (CQO), formalmente llamada Ordenación Canónica Gaussiana (CGO). Las variables climáticas tomadas en cuenta para la modelación fueron la temperatura media anual, rango medio diurno de temperatura, temperatura media del trimestre más húmedo, precipitación del mes más seco, precipitación estacional y precipitación del trimestre más seco. En el caso de la modelación de la distribución actual, para nueve especies se modeló la abundancia predicha, y para cinco especies se modeló la probabilidad de ocurrencia, todas para un área de 1 km² que corresponde al área mínima de información de las variables climáticas; Se evaluó el potencial efecto del cambio climático sobre la distribución de las especies reemplazando las variables climáticas actuales por variables provenientes de los escenarios climáticos futuros. Para los escenarios A1B proyectados para el año 2020 se prevé un aumento en la temperatura promedio anual de aproximadamente 1 °C, mientras que para los escenarios proyectados para el año 2080 se prevé un aumento en la temperatura promedio anual de 4 °C aproximadamente. Las variables ambientales con coeficiente de restricción más alto y de mayor peso en los modelos fueron la temperatura media anual y las precipitaciones del trimestre y mes más seco respectivamente. Los modelos futuros predicen una reducción en el área de distribución de todas las especies y el aumento en el rango superior de distribución altitudinal de especies de la parte baja y media del gradiente, mientras que para especies de la

parte alta del gradiente, el rango inferior de distribución tiende a reducirse. Cuatro especies presentaron una reducción entre el 60 y 94% del área óptima total que potencialmente pueden ocupar para el año 2080 con respecto a la distribución actual, lo que representaría una grave amenaza de extinción de estas especies. Los modelos no pudieron ajustar los límites inferiores de tolerancia ambiental para las especies de la parte baja del gradiente, por lo que no se cuenta con evidencia clara para apoyar la hipótesis de desgaste biótico o pérdida de diversidad por migración en altitud de especies hacia sitios con condiciones óptimas.

Palabras clave: *Modelación, Distribución de especies, Cambio climático, Modelos CAO, Modelos CQO, Costa Rica*

1 INTRODUCCIÓN

Durante la historia de la vida en la tierra, la biodiversidad de especies ha sido continuamente transformada por eventos climáticos cambiantes (Overpeck *et al.* 2005). Los modelos de circulación general climáticos predicen que el calentamiento global provocará cambios drásticos en temperatura en altas latitudes, esperándose también que los trópicos sufran un gran impacto debido a la vasta biodiversidad de especies con nichos estrechamente restringidos (Bush y Hooghiemstra 1995).

Se ha establecido que los impactos del cambio climático sobre los ecosistemas depende de interacciones complejas no lineales entre suelo, vegetación, clima y humanos (Imbach *et al.* 2010), sin embargo, la acción antropogénica sobre el clima es señalada como una de las mayores amenazas para la biodiversidad en los próximos 100 a 200 años (Overpeck *et al.* 2002). El principal agente antropogénico impulsor de cambio climático es el aumento de concentraciones de gases de efecto invernadero en la atmósfera producto del aumento de uso de combustibles fósiles y en menor medida al cambio de uso de la tierra, señalándose que las concentraciones de los gases más importantes de efecto invernadero exceden con mucho a los intervalos naturales de los últimos 650 000 años (IPCC 2007).

Una de las consecuencias del cambio climático es la posible alteración de los rangos de distribución de especies y comunidades en función de permanecer dentro del rango de nicho termal (Thomas *et al.* 2004, Parmesan 2006, Lenoir *et al.* 2008, Feeley y Silman 2010). En caso de que las especies no puedan migrar entonces la alternativa es la adaptación,

quedando la extinción como última opción si las especies se encuentran fuera de las condiciones que constituyen su nicho ecológico (Townsend *et al.* 2005).

En este sentido, la predicción de distribución potencial de especies se constituye como un importante componente para la planificación de diversas estrategias de conservación de biodiversidad y existe una gran variedad de técnicas de modelación desarrolladas para este propósito (Guisan y Thuiller 2005). Estos modelos se construyen sobre ocurrencias conocidas y coberturas geográficas de especies sumadas a un conjunto de variables ambientales que pueden influir en la fisiología y probabilidad de persistencia de las especies, para producir modelos de nicho ecológico de especies que al ser proyectados sobre escenarios de cambio climático pueden proveer predicciones de distribución potencial futura de especies (Townsend *et al.* 2005, Pearson 2007).

Los bosques tropicales de montaña contienen una impresionante diversidad de flora, fauna, clima, y gente, con gran oferta de recursos biológicos de importancia global y regional (Churchill *et al.* 1995, Brown y Kappelle 2001). Estos bosques comparados con otros bosques tropicales presentan mayor interacción directa con los fenómenos atmosféricos y el alto recambio de especies en rangos cortos de elevación hace que su biota sea extremadamente sensible a cambios en el clima (Bush *et al.* 2011). Así estos bosques se constituyen como importantes indicadores de efectos de cambio climático en los trópicos (Körner 2007, Malhi *et al.* 2010). La documentación existente de cambios de distribución de especies en zonas templadas del planeta muestra que existe evidencia de migración de especies en altitud por efectos de cambio climático a una tasa promedio de 11,9 metros por década (Parmesan 2006, Chen *et al.* 2011), así como también la hipótesis de desgaste biótico por pérdida de especies no adaptadas a elevadas temperaturas en las tierras bajas de los trópicos (Colwell *et al.* 2008, Feeley y Silman 2010).

El presente trabajo se enfoca en establecer la distribución actual potencial de especies de árboles indicadores de tipos de bosque del gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills, mediante el uso de modelos aditivos generalizados (GAM). De la misma manera se proyecta la distribución potencial futura de las mismas sobre 14 escenarios de emisiones de cambio climático generados por el IPCC (2000) para dos períodos de tiempo futuro, 2020 y 2080. La

finalidad fue conocer la tasa de cambio de distribución de cada una de las especies estudiadas frente a potenciales escenarios futuros de cambio climático.

2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Área de Estudio

La presente investigación se desarrolló a lo largo del gradiente altitudinal denominado “Caribe-Villa Mills” sobre la ladera atlántica de la cordillera de Talamanca en Costa Rica. Pertenece al régimen de precipitación Caribe y a la región climática Caribe Sur (IMN 2012). Presenta una orientación nor oriente - sur occidente y se encuentra delimitado al norte por el río Reventazón y Matina al sur, y por la divisoria de aguas continental al occidente (Figura 2.1). Tiene un área de 227.674 hectáreas, abarcando un gradiente altitudinal que va desde los 430 m.s.n.m en el Parque Nacional Barbilla (SINAC 2011) hasta los 2950 m.s.n.m en Villa Mills (Venegas y Camacho 2001). El clima de la zona de acuerdo a datos de WorldClim presenta precipitaciones medias anuales que van desde los 2000 mm hasta 4000 mm en el Parque Nacional Tapantí, y temperaturas medias anuales que van desde los 24,4 °C en la parte baja del gradiente, hasta los 10 °C en el Cerro de la Muerte (<http://www.worldclim.org/>). Las áreas de conservación que se encuentran dentro del área de estudio son: Área de Conservación Cordillera Volcánica Central (ACCV), Área de Conservación La Amistad Caribe (ACLA-C) y Área de Conservación La Amistad Pacífico (ACLA-P).

La cordillera de Talamanca es la más alta de América Central, llegando hasta los 3820 m.s.n.m en el cerro Chirripó. Esta cordillera es de origen volcánico y se formó en la era Cenozoica (Berner 1992). El levantamiento inicial se dio en el período oligoceno medio, terminando con el plegamiento final y la actividad intrusiva entre el mioceno medio, al tardío (Blaser y Camacho 1991). Actualmente presenta una estructura con cumbres alargadas de crestas escarpadas y laderas largas y rectas (Berner 1992). Los suelos de la cordillera son muy variados, en el sector de los robledales se encuentra suelos de tipo Andisol según la nomenclatura de la USDA (Berner 1992). Blaser y Camacho (1991) caracterizaron suelos predominantemente como Distrandepts y en menor medida Placandepts.

Los ríos de la ladera Atlántica de la cordillera fluyen hacia el mar Caribe. Entre los principales ríos que se encuentran en el área de estudio tenemos el río Barbilla y el río Dantas en el Parque Nacional Barbilla, más de 150 ríos se originan en el Parque Nacional Tapantí-Macizo Cerro de la Muerte (Bernard *et al.* 2009) entre los que se destacan el río Pacuare, Humo, Palmito, Cuerici, Zacatales, Orosí, Boroi y Pejibaye (ITCR 2004).

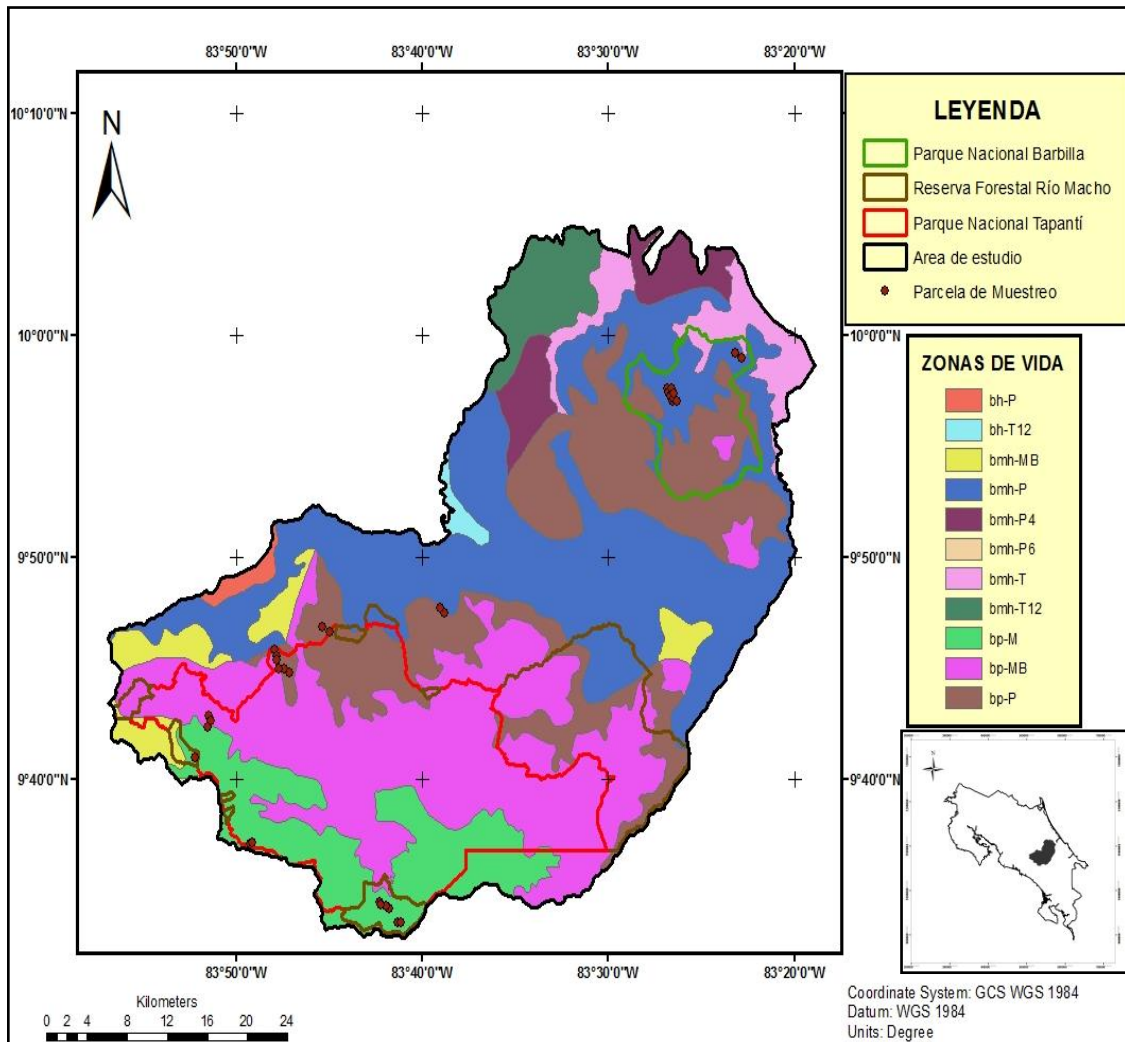


Figura 2.1 Mapa de la zona de estudio del gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills y los 32 puntos de muestreo. Zonas de Vida: bosque húmedo Montano Bajo bh-MB; bosque húmedo premontano transición a basal bh-P6; bosque muy húmedo Montano Bajo bmh-MB; bosque muy húmedo Premontano bmh-P; bosque muy húmedo Premontano transición a Pluvial bmh-P4; bosque muy húmedo Tropical bmh-T; bosque muy húmedo Tropical, transición Premontano bmh-T12; bosque pluvial Montano bp-M; bosque pluvial Montano Bajo bp-MB; bosque pluvial Premontano bp-P; paramo pluvial Sub Alpino pp-SA.

3 METODOLOGÍA

3.1 Levantamiento de información de campo

El levantamiento de la información se realizó mediante el establecimiento de 32 parcelas de muestreo a lo largo del gradiente altitudinal de acuerdo a la metodología empleada por Murrieta *et al.* (2007), Sesnie *et al.* 2009 y Chain *et al.* (2012). Para el diseño de muestreo se estratificó el gradiente en 4 zonas de vida: bosque muy húmedo Premontano entre 300 a 900 m.s.n.m, bosque pluvial Premontano desde 900 hasta 1600 m.s.n.m, bosque pluvial Montano Bajo desde 1600 a 2300 m.s.n.m y bosque pluvial Montano desde 2300 hasta 2800 m.s.n.m. La estratificación se realizó por medio de un SIG con base en la capa de zonas de vida del Atlas de Costa Rica (ITCR 2004). En cada una de las zonas de vida se seleccionó sitios con bosque primario no intervenido, estableciéndose parcelas de muestreo de 50 x 50 m (0.25 ha), en donde se evaluó todos los árboles, palmas y helechos con diámetro ≥ 10 cm. La distancia entre parcelas fue de al menos 300 m, evitando condiciones atípicas del terreno como áreas anegadas, áreas donde se evidencie un menor o mayor desarrollo del bosque (Sesnie *et al.* 2009), bosques ribereños, ubicando las parcelas a una distancia mayor a 50 m de los cursos de agua y se instaló todas las parcelas en laderas para estandarizar la topografía, considerando una pendiente máxima de 100% (45°).

Las especies a modelar fueron seleccionadas de un listado de 183 especies indicadoras resultantes de la caracterización de tipos de bosques del gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills (Veintimilla 2013). De este listado se eliminaron las especies que estuvieron presentes en menos de 7 parcelas muestreadas ya que no contaban con suficientes presencias para que el modelo de distribución pueda ajustar los datos, quedando un listado de 20 especies, de las cuales se seleccionó 13 especies por presentar mejor ajuste a los modelos (Cuadro 2.1).

3.2 Variables utilizadas para modelar la distribución

Las variables climáticas que se utilizó para la modelación actual y futura de los árboles provienen de capas de SIG en formato raster con píxeles de 1 km² de resolución. Se utilizó las siguientes variables bioclimáticas: Temperatura media anual, Rango medio diurno de temperatura, Temperatura media del trimestre más húmedo, Precipitación del mes más seco, Precipitación estacional y Precipitación del trimestre más seco. Los datos de climatología actual se obtuvieron de la base de datos mundial WorldClim que contiene datos de promedios

de precipitación y temperatura mensual provenientes de estaciones meteorológicas a nivel mundial, principalmente para el período 1950-2000, creada por interpolación usando un algoritmo de capa delgada suavizada flexible (ANUSPLIN), empleando además latitud, longitud y elevación como variables independientes (Hijmans *et al.* 2005).

Las variables climáticas futuras para la modelación de distribución potencial de árboles se obtuvieron de 14 escenarios pertenecientes a la familia A1 (siete escenarios para el año 2020 y siete para el año 2080). Esta familia de escenarios describe un mundo futuro con un rápido crecimiento económico, con una población mundial que alcanza su pico máximo para mediados de siglo, para declinar posteriormente, y la rápida introducción de tecnologías nuevas y más eficientes, así como la convergencia entre regiones, incremento de interacciones sociales y culturales, con una reducción importante en las diferencias regionales en ingresos per cápita (IPCC 2000). Esta familia de escenarios se compone de tres grupos, de los cuales, se seleccionó el grupo A1B por ser un escenario que representa la utilización equilibrada de fuentes de energía sin confiar en una sola fuente de energía, relacionándose a emisiones moderadas de gases de efecto invernadero a diferencia de los otros dos grupos de escenarios de la misma familia (IPCC 2000).

Cuadro 2.1. Especies indicadores por tipo de bosque del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills seleccionadas para modelación de distribución actual y potencial.

Código	Especie	Tipo de bosque	Rango altitudinal Gradiente Caribe- Villa Mills(m.s.n.m)	Rango altitudinal Costa Rica (m.s.n.m)
BILLRO	<i>Billia rosea</i> (Planch. & Linden) C.Ulloa & M.Jørg.	B. Tropical; B. Premontano; B. Montano Bajo	490-1660	100-2700**
CLEYTH	<i>Cleyera theoides</i> (Sw.) Choisy	B. Montano Bajo; B. Montano	1600-2950	950-3200**
DRIMGR	<i>Drimys granadensis</i> L.f.	B. Montano Bajo; B. Montano	1400-2950	1000-3200**
EUTEPR	<i>Euterpe precatoria</i> Mart.	B.Tropical; B. Premontano	430-1000	0-1150**
FARAOC	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich	B. Tropical	430-620	0-1200**
GARCMG	<i>Garcinia magnifolia</i> (Pittier) Hammel	B. Tropical	430-620	0-600**
HEDYSC	<i>Hedyosmum scaberrimum</i> Standl.	B. Tropical; B. Premontano	430-1120	5-1000*
HYEROB	<i>Hyeronima oblonga</i> (Tul.) Mull. Arg.	B. Tropical; B. Premontano; B. Montano Bajo	550-1660	50-2400*
ILEXPA	<i>Ilex pallida</i> Standl.	B. Montano	2150-2950	1200-3200**
OCOTAU	<i>Ocotea austinii</i> C. K. Allen	B. Montano Bajo; B. Montano	1425-2950	1100-3000**

Código	Especie	Tipo de bosque	Rango altitudinal Gradiente Caribe- Villa MIls(m.s.n.m)	Rango altitudinal Costa Rica (m.s.n.m)
QUERBU	<i>Quercus bumelioides</i> Liebm.	B. Montano Bajo; B. Montano	1425-2810	1400-2900**
STYRAR	<i>Styrax argenteus</i> C. Presl	B. Montano Bajo; B. Montano	1425-2950	600-2700*
WEINPI	<i>Weinmannia pinnata</i> L.	B. Montano Bajo; B. Montano	1425-2950	1500-2900*
WELFRE	<i>Welfia regia</i> H. Wendl.	B. Tropical	430-620	50-750*

Rangos altitudinales de distribución de especies para Costa Rica: * INBIO; **TROPICOS

Los escenarios futuros de clima se obtuvieron de la página web: <http://www.ccafs-climate.org> con una resolución de 30 arco segundos (pixel de 1 km²), descargados en formato ASCII usando la opción Delta para una alta resolución de los mismos. Luego cada variable bioclimática fue extraída de cada escenario mediante el programa ArcGis versión 9.3. El Cuadro 2.2 muestra los atributos climáticos actuales y futuros correspondientes a las 32 parcelas de muestreo.

Cuadro 2.2. Estadística descriptiva de variables climáticas usadas para la modelación de distribución de especies tanto actuales como para dos horizontes de tiempo, correspondientes al gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.

Variables bioclimáticas	Clima Actual		Escenarios 2020		Escenarios 2080	
	Media ± DE	Rango	Media ± DE	Rango	Media ± DE	Rango
Temp. media anual °C	18,92 ± 4,21	6,7 - 26,2	19,9 ± 4,21	7,69 -27,14	22,35 ± 4,2	10,14 - 29,56
Rango medio diurno °C	9,32 ± 0,71	7,8 - 10,5	9,43 ± 0,71	7,96 - 10,57	9,76 ± 0,71	8,3 - 10,91
Temp. media del trimestre más húmedo °C	18,77 ± 4	7 - 25,5	19,71 ± 3,96	7,99 - 26,44	22,19 ± 4,07	10,31 - 29,13
Precipitac. del mes más seco (mm)	123,24 ± 56,06	23 - 281	112,06 ± 54,82	14 - 267,86	69,35 ± 50,88	5,71 - 244,57
Precipitac. estacional (CV)	37,77 ± 11,04	21 - 69	37,99 ± 11,75	20,86 - 74	57,57 ± 18,8	25,14 - 104,86
Precipitac. del trimestre más seco (mm)	429,04 ± 179,87	82 - 936	394,31 ± 177,43	61,43 - 896	273,89 ± 168,05	34,57 - 816,29

3.3 Análisis de datos.

3.1.1. Construcción de modelos predictivos actuales y futuros

La modelación actual y futura de distribución de árboles se realizó mediante Ordenación Aditiva Restringida (CAO por sus siglas en inglés) que nos permite establecer curvas de respuesta de distribución de especies tal como realmente son frente a gradientes dominantes y no como curvas de respuesta simétricas y unimodales tal como lo asumen varias teorías y modelos de comunidades ecológicas (Yee 2006). CAO es una generalización de Ordenación Restringida Cuadrática (CQO), conocida también como Ordenación Canónica Gaussiana, en donde las curvas simétricas en forma de campana de las variables de respuesta son reemplazadas por curvas suavizadas. Es una técnica de ordenación basada en el ajuste de modelos aditivos generalizados (GAM), a variables respuesta (especies) contra un pequeño número de variables latentes, y donde cada variable latente es una combinación lineal de las variables predictivas (Yee 2006).

Primeramente se construyó un modelo CAO de la familia *Poisson* en base a las abundancias que presentaron las 20 especies indicadoras de tipos de bosque (variables de respuesta) en 32 parcelas de muestreo instaladas en el gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills, así como las variables climáticas seleccionadas. Este primer modelo presentó un buen ajuste de predicción de abundancias para 9 especies. Se construyó un modelo CQO binomial para las especies que no ajustaron al primer modelo utilizando una función de enlace tipo log, el cual presentó un buen ajuste para 5 especies, quedando un total de 14 especies ajustadas por los dos modelos. La formula general para este tipo de modelos es la siguiente:

$$\text{Log } \mu_{is} = f_s(v_i) \quad s = 1, \dots, S$$

Donde:

μ_{is} : probabilidad de que la especie s esté presente en un sitio con variables ambientales v_i

v_i : variables ambientales

f_s : función arbitraria suavizadora

El primer modelo ajustado fue usado para predecir la abundancia de las especies en el gradiente, y para el grupo de especies que no ajustaron al primer modelo se usó un segundo modelo para predecir la probabilidad de ocurrencia de tales especies en el gradiente. Los análisis se realizaron mediante el programa InfoStat (Di Rienzo *et al.* 2011) en el entorno de R (R 2008), usando las librerías VGAM (Yee y Wild 1996). La información es presentada por medio de shapefiles en formato raster con una resolución de 1 km² de pixel. Los mapas fueron editados usando el programa ArcGis 9.3. El ajuste del primer modelo a cada especie se determinó mediante un pseudo-R², el cual fue calculado como la raíz cuadrada de la correlación entre la abundancia observada y la abundancia predicha por el modelo. El ajuste al segundo modelo de las especies que no ajustaron al primer modelo se determinó mediante tablas de contingencia al tratarse de datos binarios, calculándose el coeficiente de contingencia de Pearson mediante la correlación entre los valores de presencia observados y los valores predichos por el modelo. Dicho valor elevado al cuadrado constituyó el pseudo-R² de ajuste del modelo a cada especie. El pseudo-R² se establece como la proporción de varianza de la variable respuesta (especies) que es explicada por las variables predictivas (Hu *et al.* 2006).

Los valores de las variables bioclimáticas usadas para ajustar los modelos predictivos actuales tanto de abundancias como de probabilidades de ocurrencia de árboles fueron reemplazadas por los valores provenientes de 14 escenarios futuros, siete para los horizontes de tiempo 2020 y 2080 respectivamente, con lo que se obtuvo modelos predictivos futuros tanto de presencia/ausencia como de probabilidad de ocurrencia de especies de árboles de acuerdo al modelo usado. Con esto se elaboró tres mapas de distribución por especie, el primero con el área de distribución actual potencial de las especies, dada tanto por las abundancias como por las probabilidades de ocurrencia predichas por 1 km² según el modelo empleado. Los dos mapas restantes representan el área que potencialmente puede ser ocupada por los árboles bajo escenarios de cambio climático de la familia A1B, en donde el área con menor incertidumbre de ocupación es aquella en la que el 100% de los escenarios (siete escenarios para el año 2020 y siete para el año 2080) predicen la presencia u ocurrencia de las especies. Para esto, se reclasificó cada uno de los siete shapes en formato raster de cada escenario por período de tiempo con el fin de obtener shapes con valores de cero para ausencia y uno para presencia de la especie, los cuales se sumaron para obtener un solo shapefile

correspondiente a un horizonte de tiempo que muestra el área de distribución potencial predicha por cada escenario. Este procedimiento se realizó con el programa Arc Gis 9.3.

El área potencial de distribución actual y futura fue determinada mediante el conteo de píxeles de ocupación de cada especie dada por los modelos y transformada a hectáreas. También se calculó el porcentaje de cambio de área de distribución de cada especie entre el período actual y el horizonte de tiempo 2080.

4 RESULTADOS

4.1 Modelos de distribución actual y futura

El modelo CAO ajustó a nueve especies identificando los puntos óptimos de distribución, o zonas con mayores valores de abundancias predichas (Figura 2.2). Se puede observar que hay especies como *W. regia*, *E. precatoria* y *G. magnifolia*, cuya distribución está focalizada a la parte baja del gradiente. Otras como *B. rosea* y *H. oblonga* se distribuyen en la parte media del gradiente, y especies como *Q. bumelioides*, *S. argenteus* y *C. theoides* tienen su distribución en la parte alta del gradiente (Figura 2.2). Los valores resultantes de los coeficientes de restricción calculados para el modelo ajustado fueron altos para la temperatura media anual (-1,75), precipitación del mes más seco (0,75), y precipitación del trimestre más seco (-0,74) (Cuadro 2.3).

Las bandas de ajuste del modelo muestran que especies como *E. precatoria*, *G. magnifolia* y *W. regia* tienen un rango de distribución que se extiende más allá del gradiente altitudinal proveniente desde las tierras bajas ya que la función ajustada de estas especies está truncada dado que el modelo no puede determinar un límite de tolerancia ambiental por la falta de datos por debajo del límite inferior del gradiente (430 m.s.n.m). De igual forma sucede con especies de la parte alta del gradiente como *S. argenteus* y *D. granadensis*, aunque para estas especies, el límite superior real es el límite de distribución de árboles o treeline. *D. granadensis* presenta una distribución bimodal aparentemente relacionada con la presencia de *Q. bumelioides* en el sitio donde la curva tiene una forma cóncava. Para especies como *C. theoides*, *H. oblonga* y *Q. bumelioides* el modelo identificó puntos óptimos de distribución, es

decir zonas donde se alcanza las mayores abundancias predichas. Las curvas ajustadas por el modelo y las bandas de ajuste se muestran en el Anexo 1.

Cuadro 2.3. Pseudo-R² y coeficiente de restricción de los modelos ajustados de distribución actual de abundancias para nueve especies de árboles del gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills.

Especie	Coficiente Pearson (p)	Pseudo-R²
<i>Billia rosea</i>	0,67	0,45
<i>Cleyera theoides</i>	0,77	0,59
<i>Drimys granadensis</i>	0,71	0,50
<i>Euterpe precatória</i>	0,59	0,35
<i>Garcinia magnifolia</i>	0,71	0,50
<i>Hyeronima oblonga</i>	0,93	0,86
<i>Quercus bumelioides</i>	0,88	0,77
<i>Styrax argenteus</i>	0,83	0,69
<i>Welfia regia</i>	0,78	0,61
Variable latente	Coficiente de restricción	
Temperatura media del trimestre más húmedo °C	0,54	
Temperatura media anual °C	-1,75	
Rango medio diario de temperatura °C	0,21	
Precipitación del trimestre más seco (mm)	-0,74	
Precipitación estacional (mm)	-0,26	
Precipitación del mes más seco (mm)	0,75	

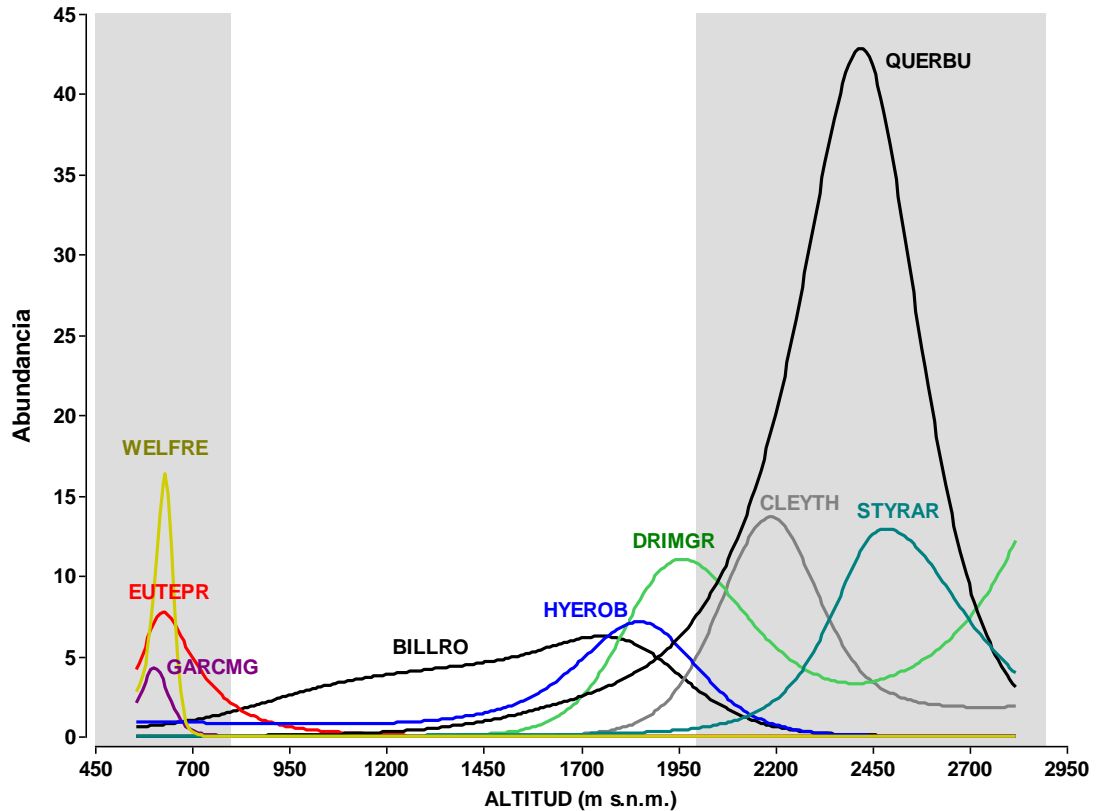


Figura 2.2. Modelo de ordenación aditivo restringido (CAO por sus siglas en inglés) proveniente de abundancias de especies arbóreas indicadoras de tipos de bosque en 32 unidades de muestreo del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. Los nombres de las especies se muestran abreviados de la siguiente manera: WELFRE, *W. regia*; EUTEPR, *E. precatoria*; GARCMG, *G. magnifolia*; BILLRO, *B. rosea*; HYEROB, *H. oblonga*; DRIMGR, *D. granadensis*; QUERBU, *Q. bumelioides*; CLEYTH, *C. theoides*; STYRAR, *S. argenteus*. La sombra gris esquematiza los límites de la parte baja y alta del gradiente.

El segundo modelo (ordenación cuadrática restringida binomial) empleado para las 11 especies restantes que no ajustaron al primer modelo presentó un buen ajuste para cinco especies en lo que se refiere a su probabilidad de ocurrencia. Se puede ver que también existen especies con distribuciones restringidas a la parte baja del gradiente como *F. occidentalis*, y *H. scaberrimum*, y especies con distribución restringida en la parte alta del gradiente altitudinal como *O. austinii*, *W. pinnata* e *I. pallida* (Figura 2.3). En este caso, las variables con mayor peso de restricción fueron nuevamente la temperatura media anual (0,76) y la precipitación del trimestre más seco (0,56) (Cuadro 2.4).

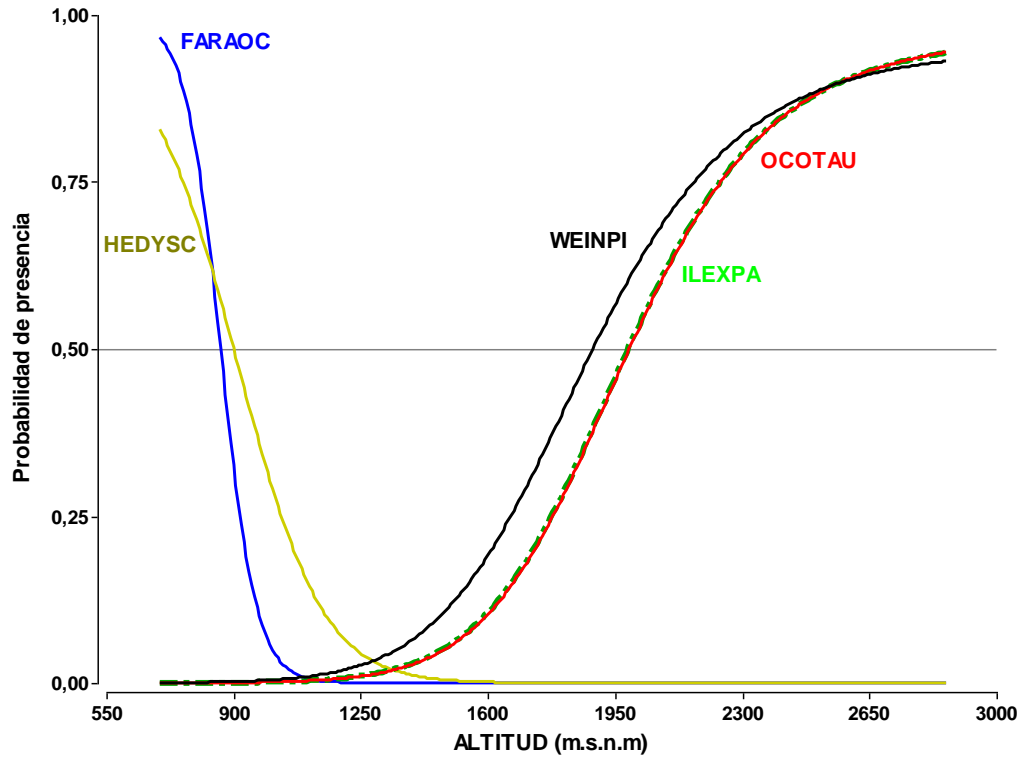


Figura 2.3. Modelo de ordenación cuadrática restringida (CQO por sus siglas en inglés) mostrando probabilidades de presencia de árboles indicadores de tipos de bosque en 32 unidades de muestreo del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. Los nombres de las especies se muestran abreviados de la siguiente manera: HEDYSC, *H. scaberrimum*; FARAOC, *F. occidentalis*; ILEXP, *Ilex pallida*; OCOTAU, *O. austinii*; WEINPI, *W. pinnata*.

Las bandas de ajuste del modelo para especies como *Ilex pallida*, *Ocotea austinii* y *Weinmannia pinnata* muestran que al igual que en el caso anterior su rango de distribución va más allá del gradiente altitudinal, estando limitado por el treeline. En el caso de las especies de la parte baja del gradiente como *Hedyosmum scaberrimum* y *Faramea occidentalis*, la función ajustada de la probabilidad de ocurrencia de la especie asciende abruptamente en el extremo de la variable latente debido a la escasa cantidad de datos registrados para estas especies y que además estos están muy restringidos a un área muy corta en la parte baja del gradiente. La distribución de estas especies también se extiende desde las tierras bajas, por lo tanto el modelo no puede predecir los límites de tolerancia ambiental (Anexo 3).

Cuadro 2.4. Pseudo- R^2 y coeficiente de restricción de los modelos ajustados de distribución actual de probabilidad de ocurrencia para 6 especies de árboles del gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills.

Especie	Coef. Contingencia Pearson (<i>p</i>)	Pseudo-R^2
<i>Faramea occidentalis</i>	0,68	0,46
<i>Hedyosmum scaberrimum</i>	0,56	0,31
<i>Ilex pallida</i>	0,66	0,44
<i>Ocotea austinii</i>	0,68	0,46
<i>Weinmannia pinnata</i>	0,68	0,46
Variable latente	Coefficiente de restricción	
Temperatura media del trimestre más húmedo °C	0,027	
Temperatura media anual °C	0,763	
Rango medio diario de temperatura °C	0,414	
Precipitación del trimestre más seco (mm)	0,568	
Precipitación estacional (mm)	0,002	
Precipitación del mes más seco (mm)	0,295	

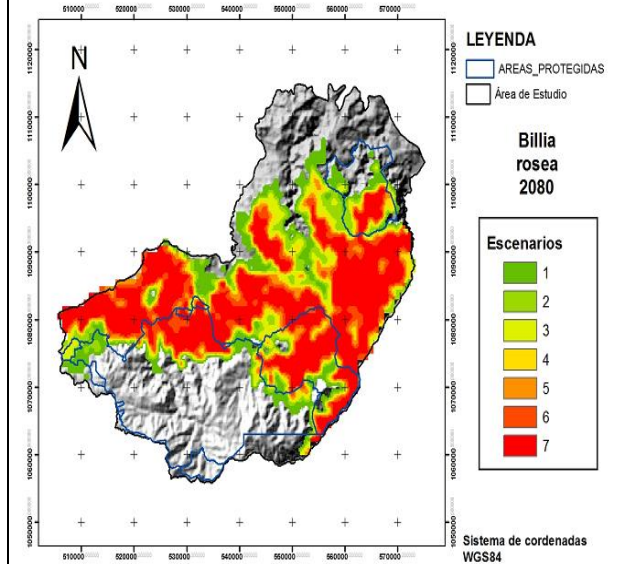
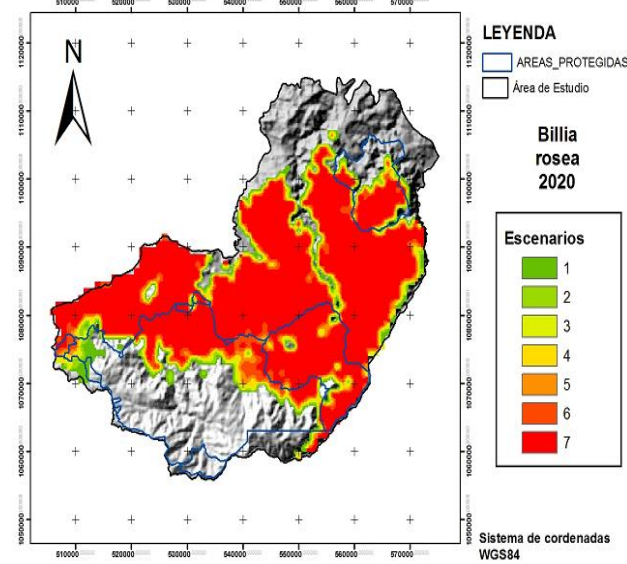
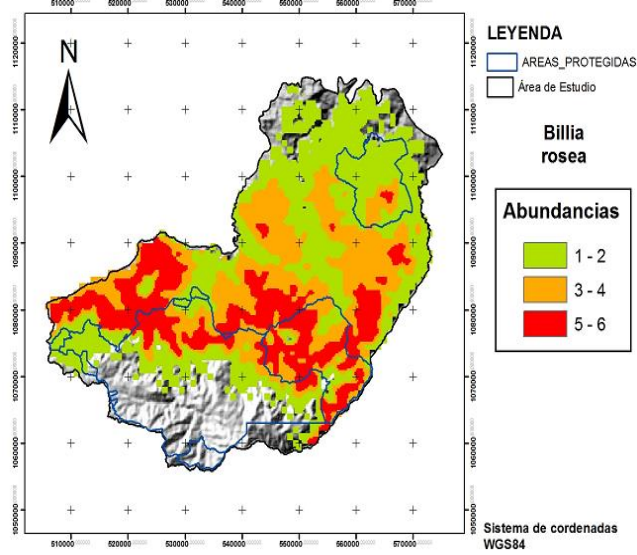
La Figura 2.4 muestra los mapas de distribución actual y futura de especies de árboles utilizando un modelo CAO y la Figura 2.5 para las especies de árboles utilizando un modelo CQO, en ambos casos bajo escenarios de cambio climático de la familia A1B para los períodos de tiempo 2020 y 2080.

Modelo Actual

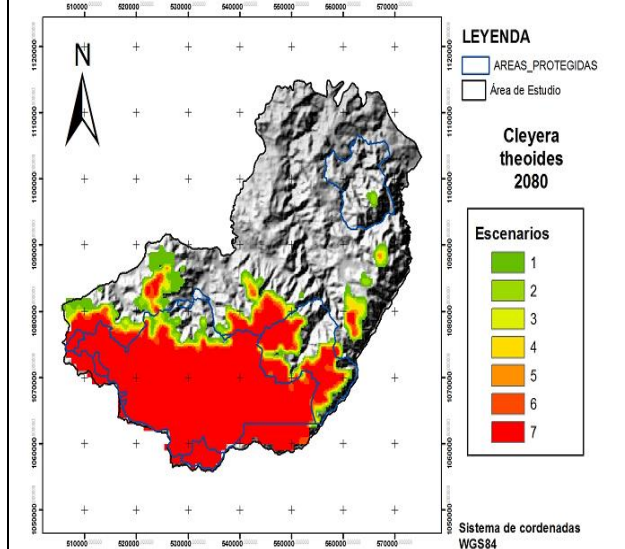
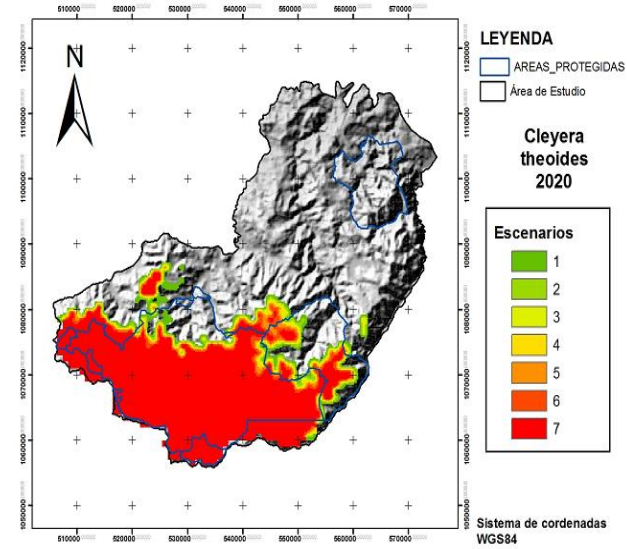
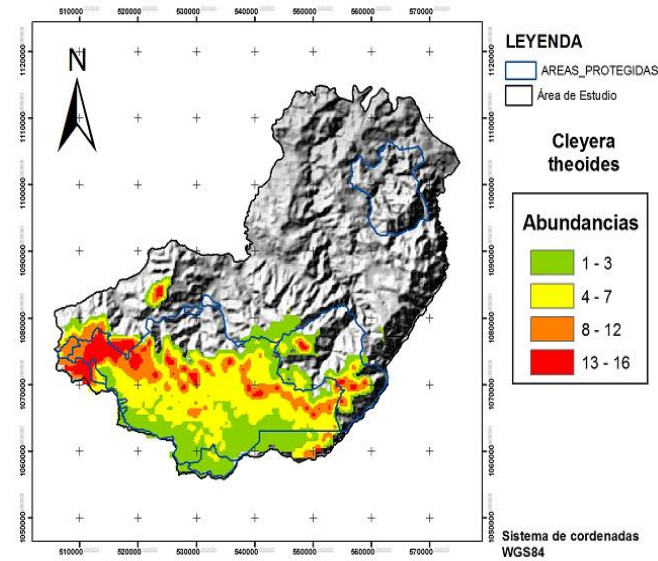
Modelo Escenarios 2020

Modelo Escenarios 2080

a) *Billia rosea* ($R^2 = 0,45$)



b) *Cleyera theoides* ($R^2 = 0,59$)

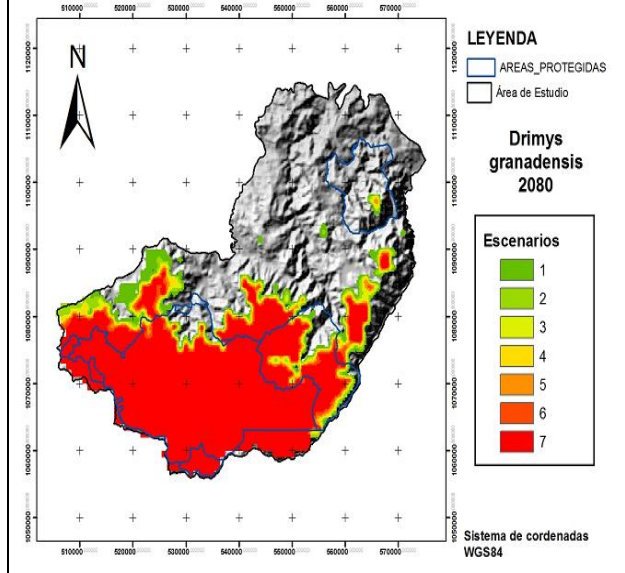
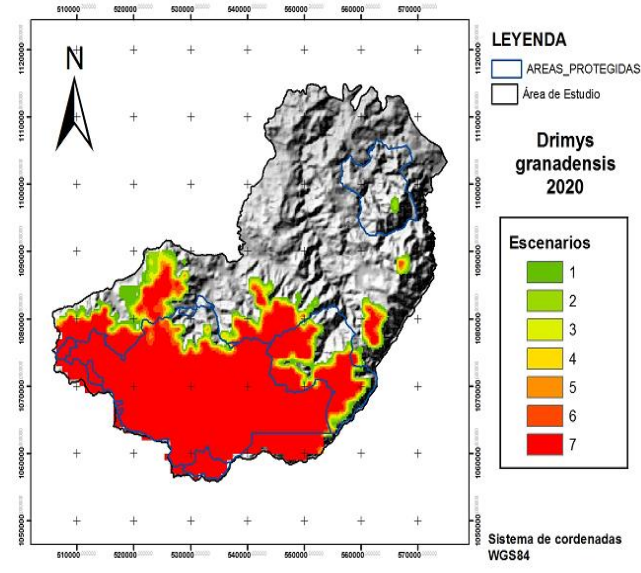
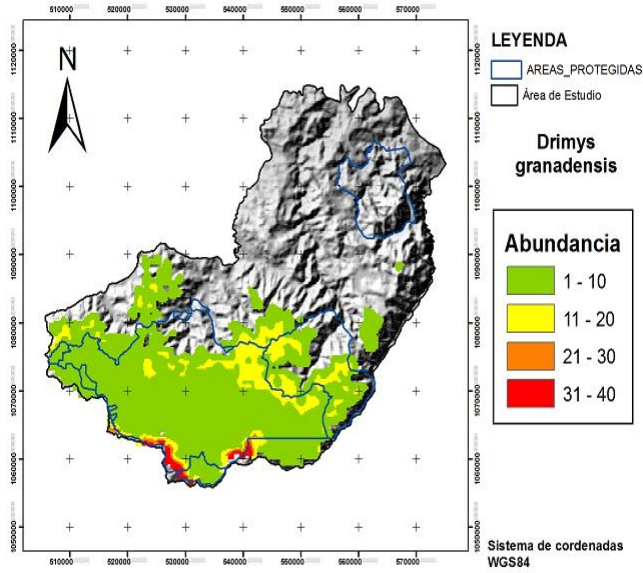


Modelo Actual

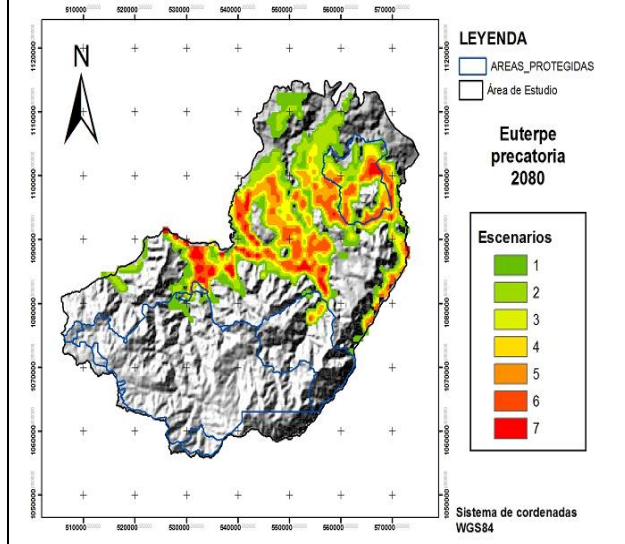
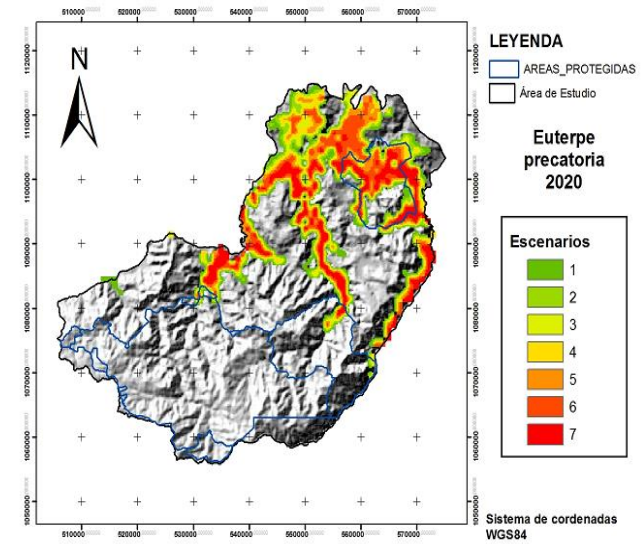
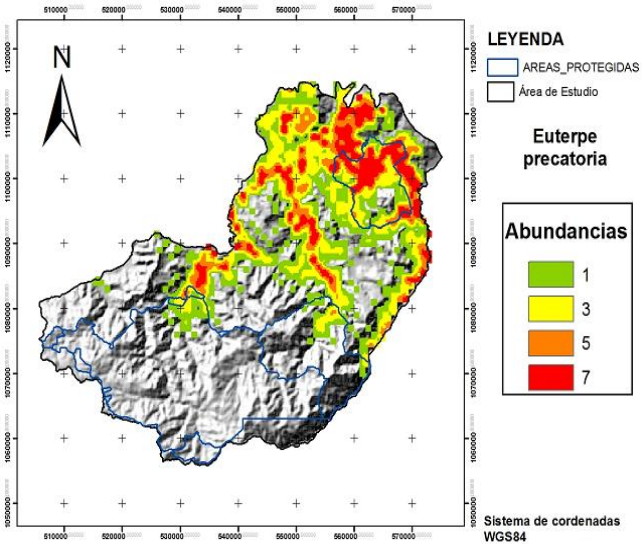
Modelo Escenarios 2020

Modelo Escenarios 2080

c) *Drimys granadensis* ($R^2= 0,50$)



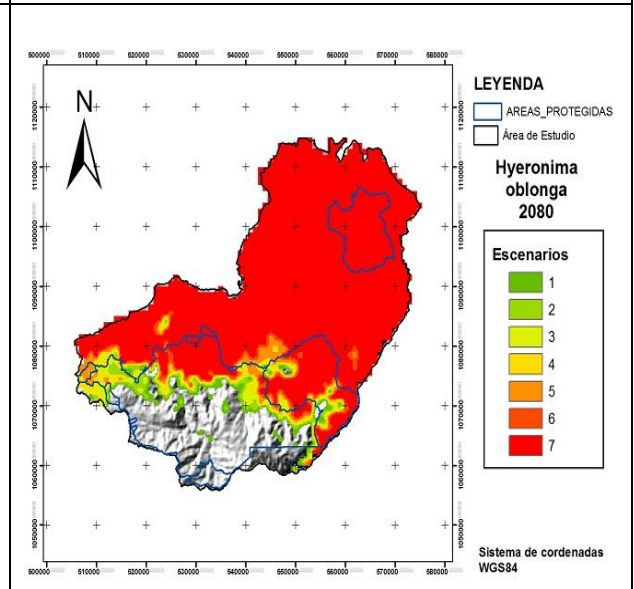
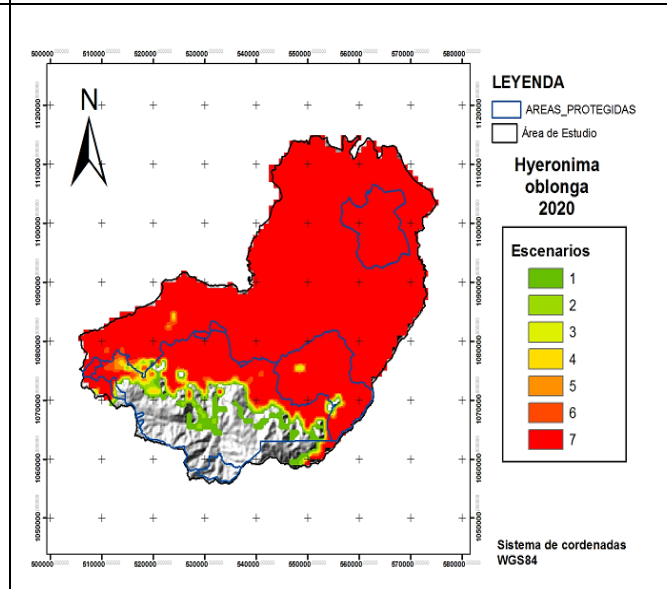
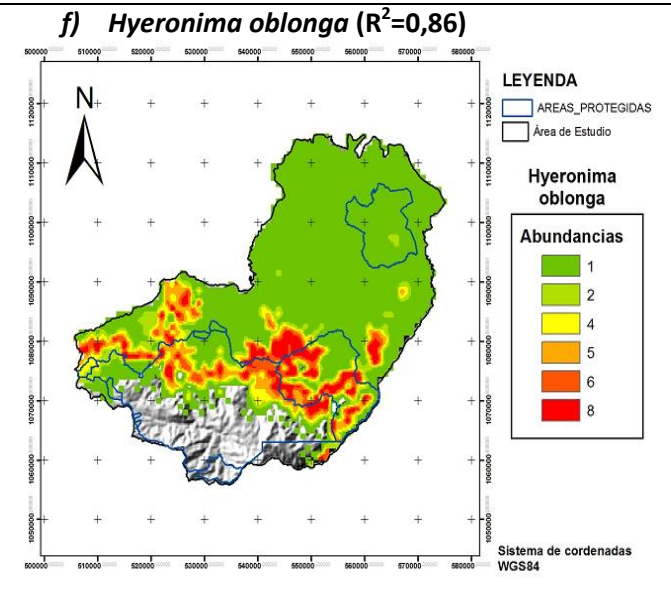
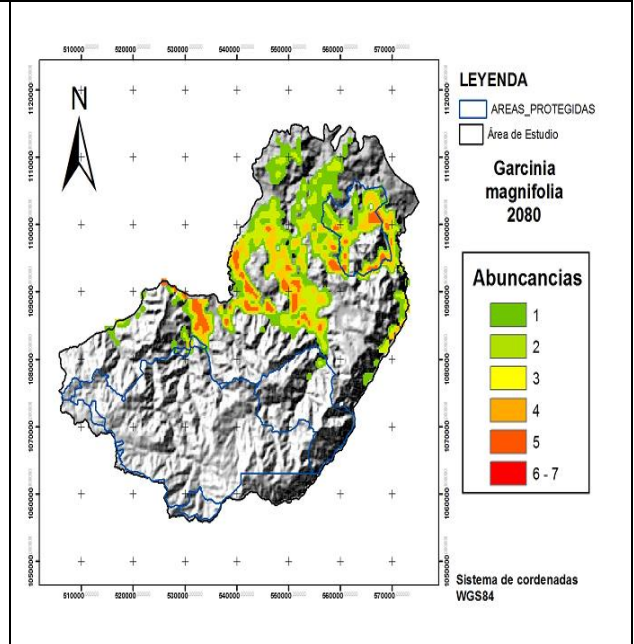
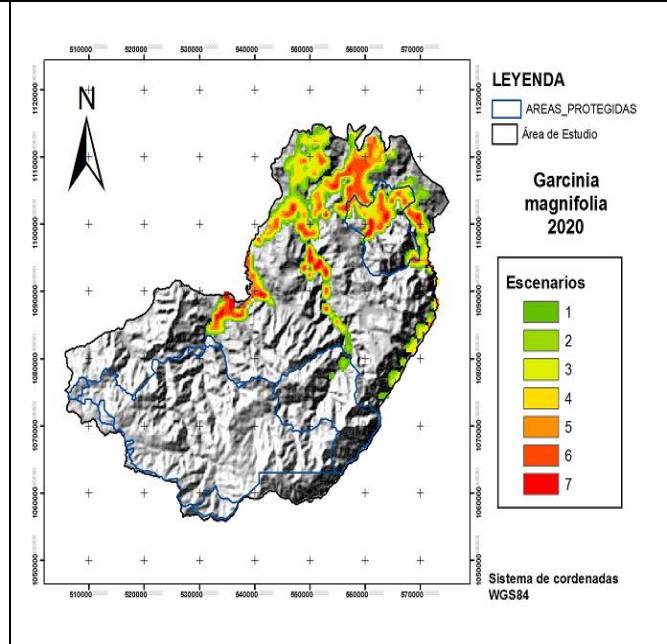
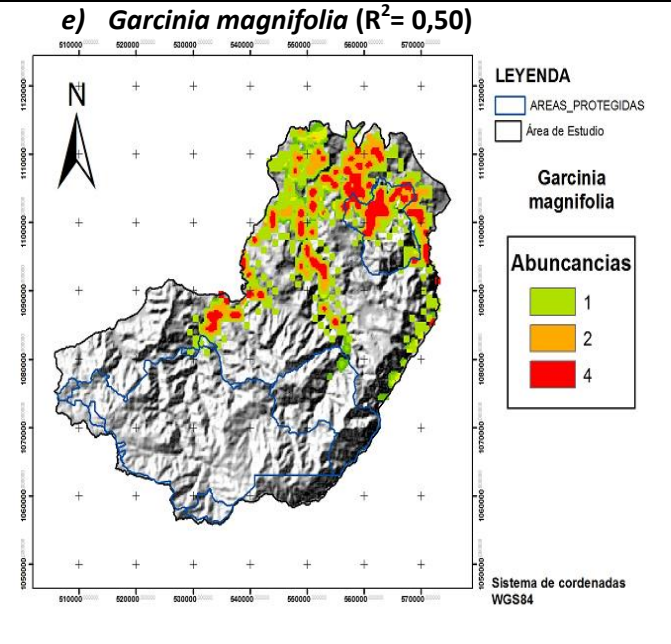
d) *Euterpe precatoria* ($R^2=0,35$)



Modelo Actual

Modelo Escenarios 2020

Modelo Escenarios 2080

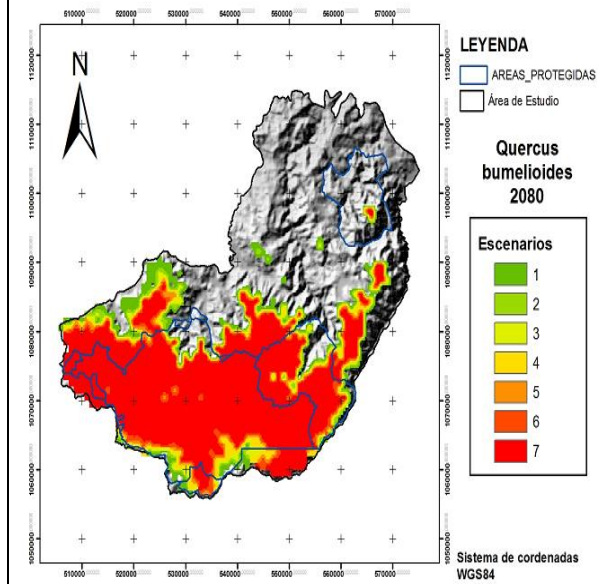
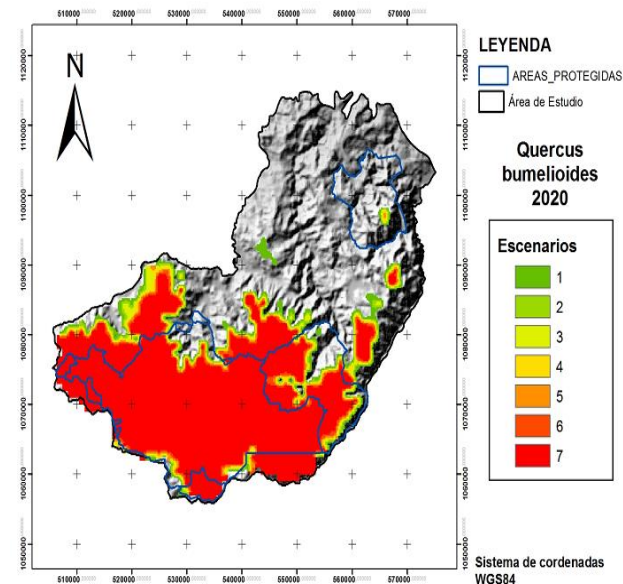
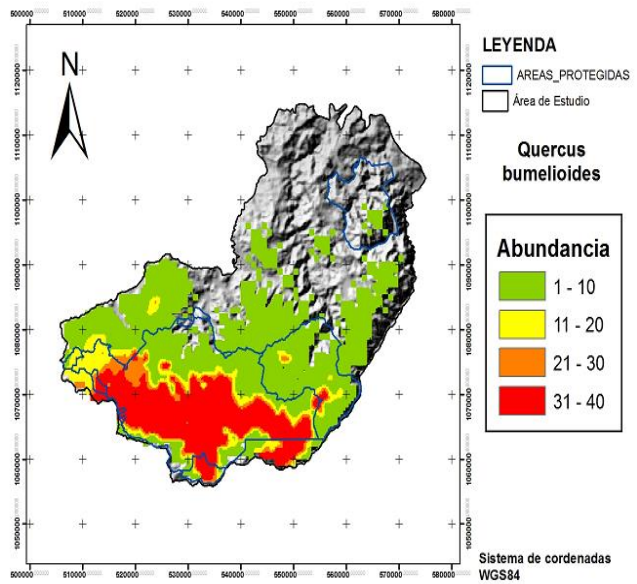


Modelo Actual

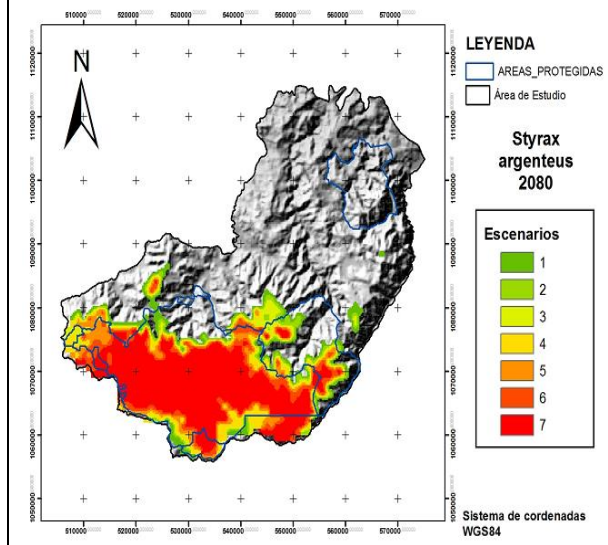
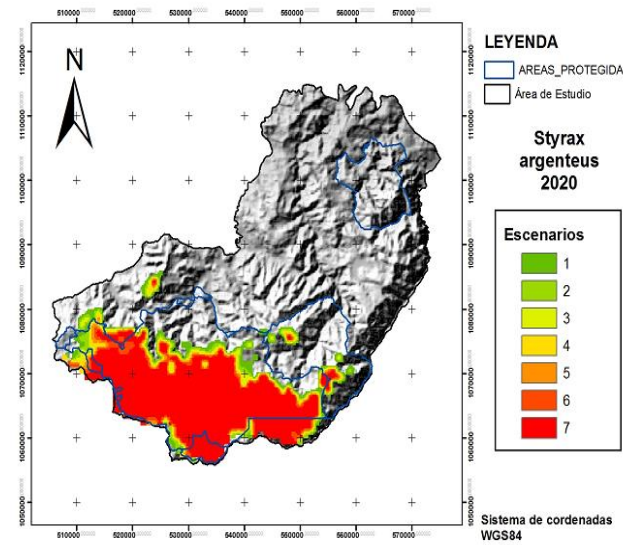
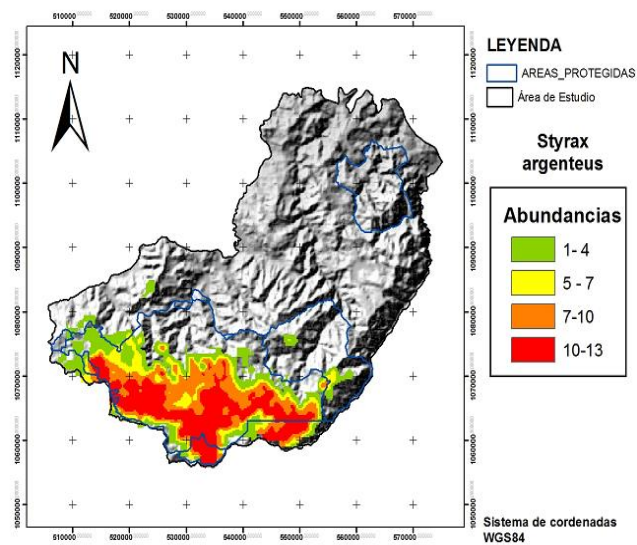
Modelo Escenarios 2020

Modelo Escenarios 2080

g) *Quercus bumelioides* ($R^2=0,77$)



h) *Styrax argenteus* ($R^2=0,69$)



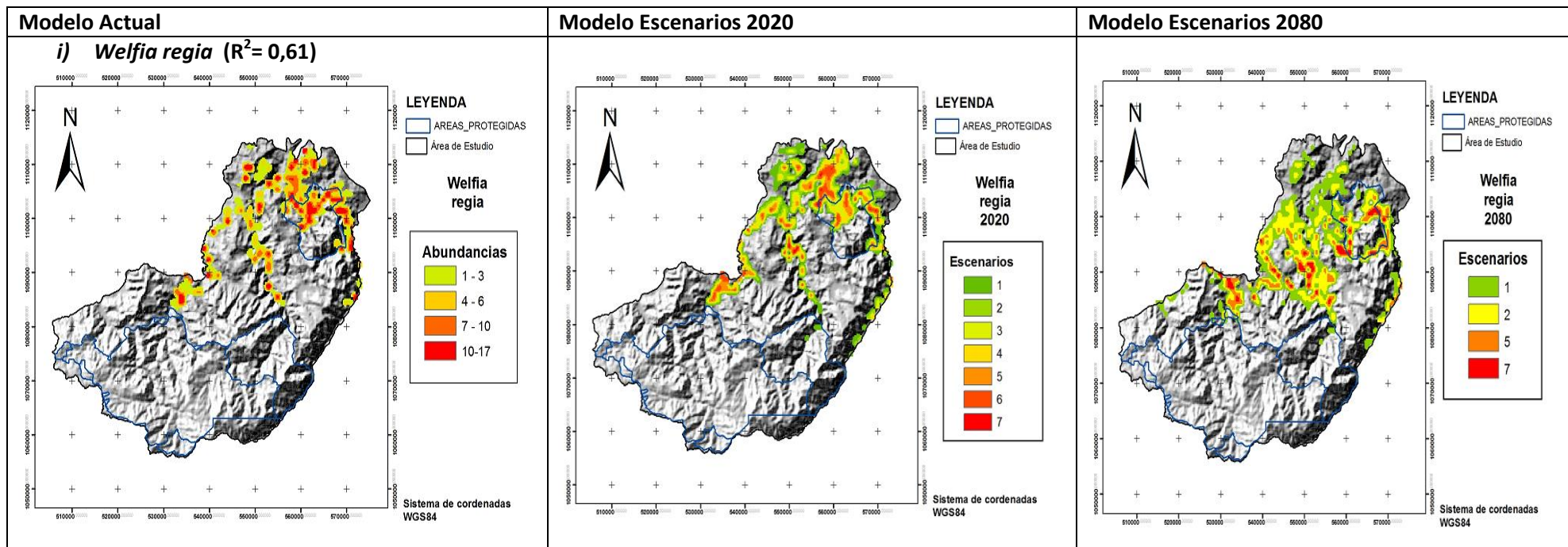
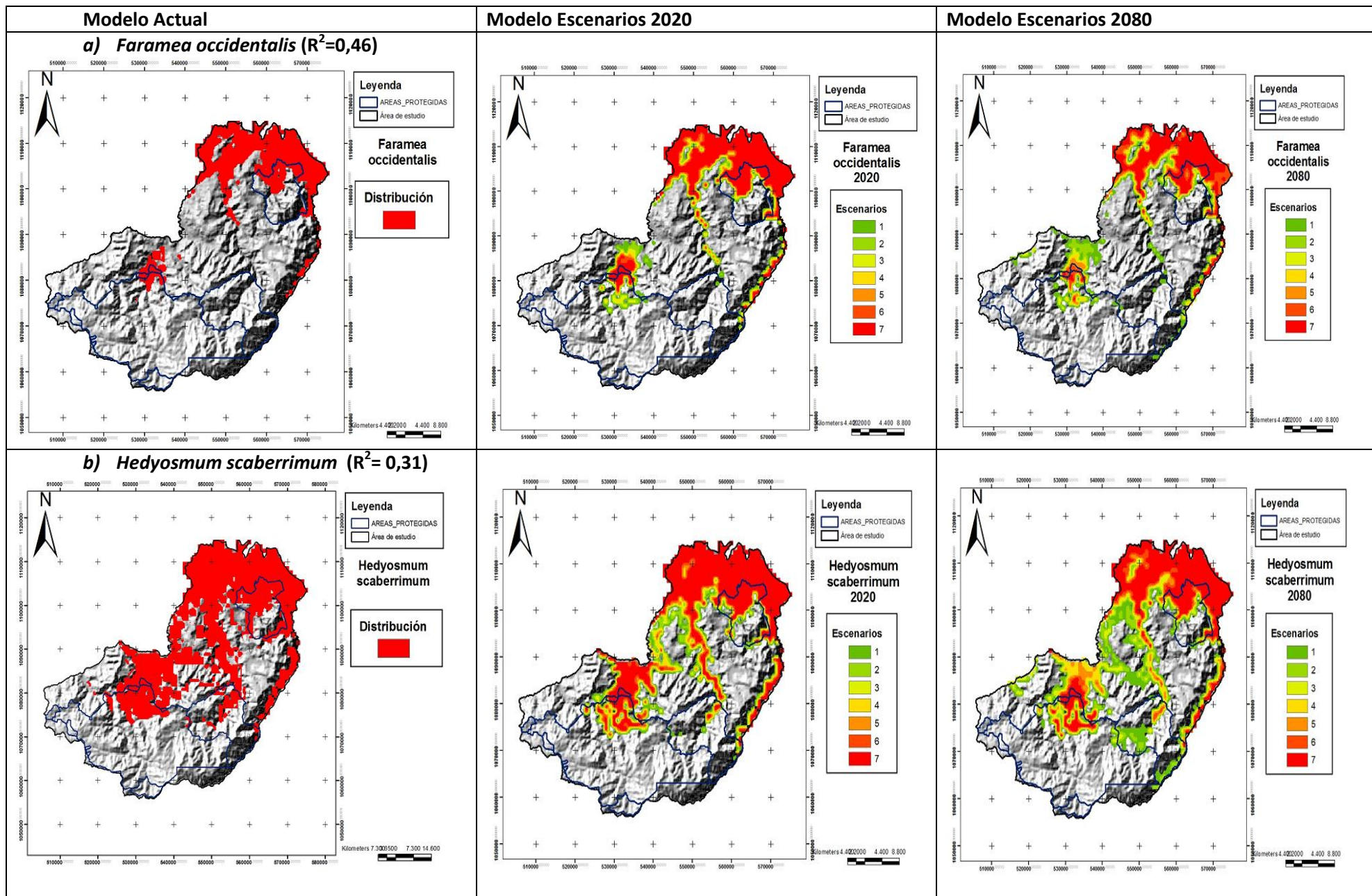
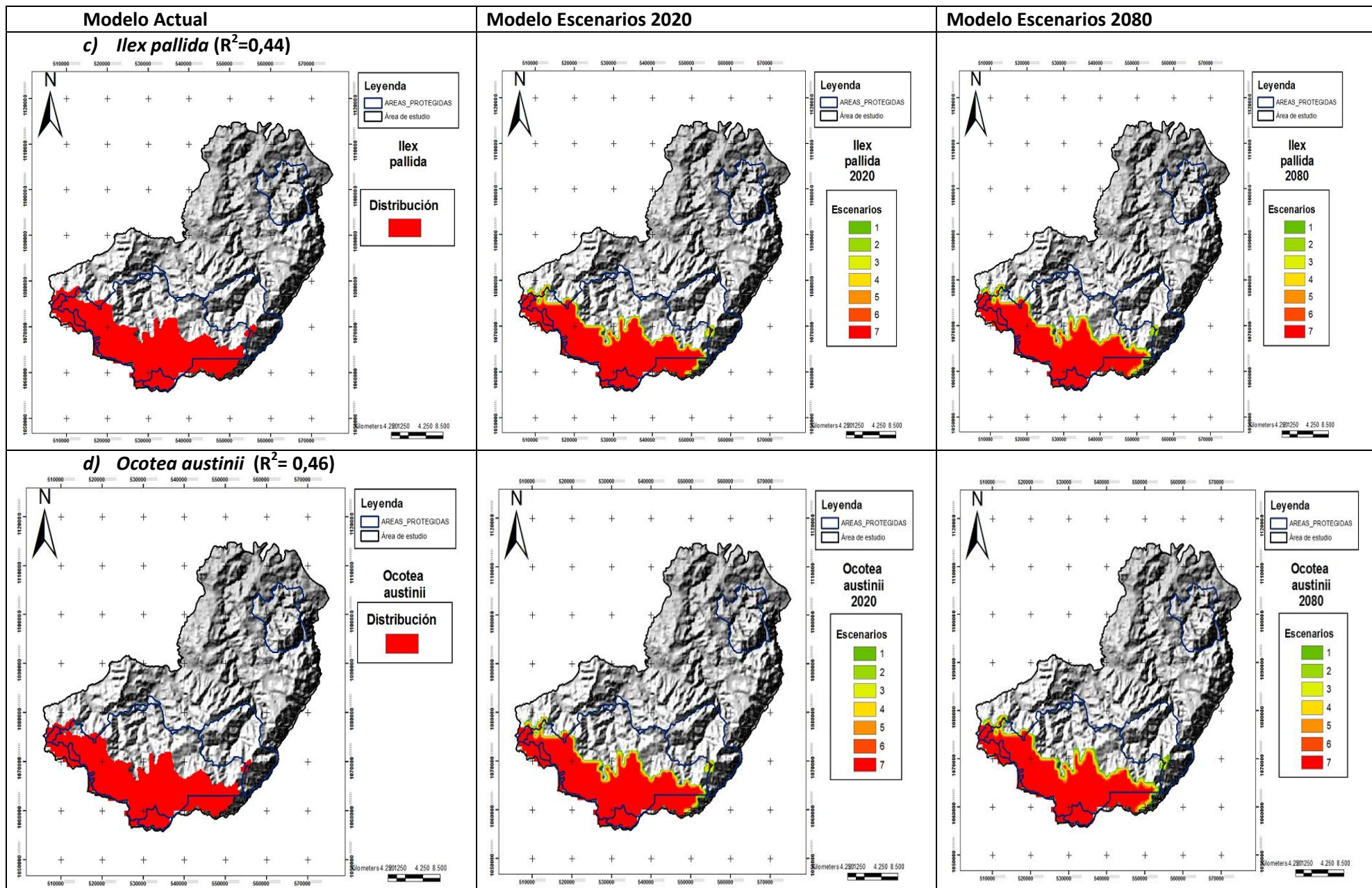


Figura 2.4. Distribuciones actuales y futuras proyectadas para los años 2020 y 2080 de árboles indicadores de tipos de bosque del gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills usando escenarios de cambio climático de la familia A1B con diferentes modelos de circulación general. El modelo CAO de distribución actual muestran las abundancias predichas de árboles en 1 km² (figuras a-i). Los escenarios futuros muestran el área de distribución potencial de las especies, siendo el área coloreada en verde la de mayor incertidumbre de predicción, y el área en rojo la de menor incertidumbre por ser predicha por los 7 escenarios.





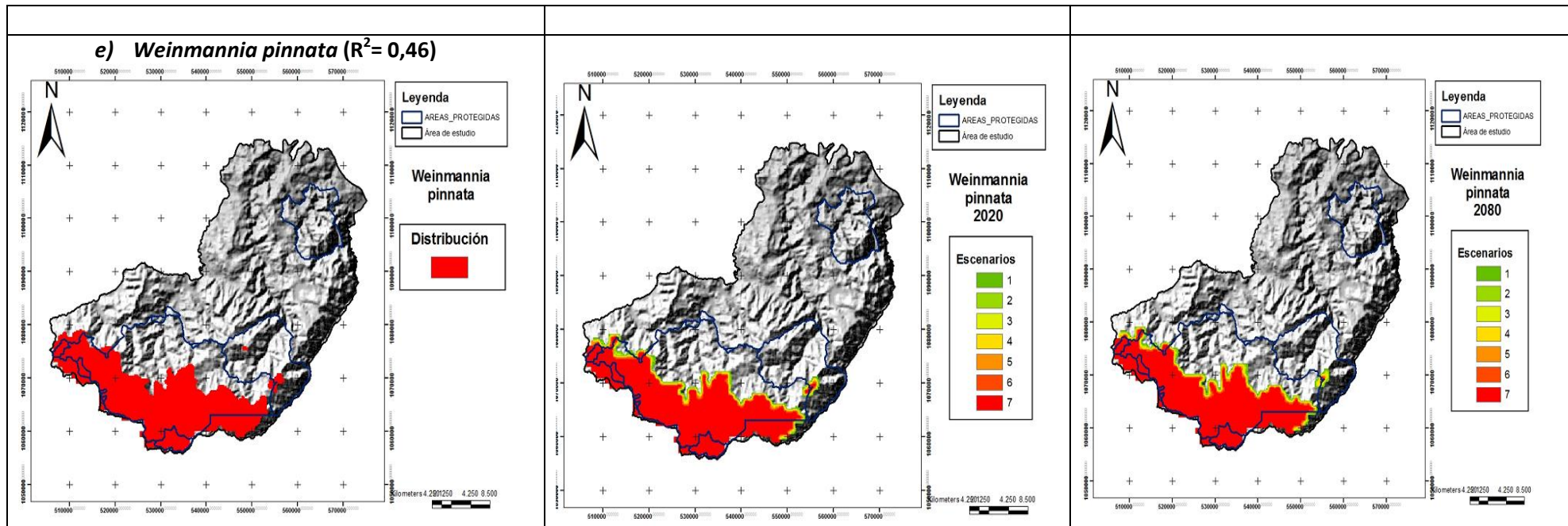


Figura 2.5. Distribuciones actuales y futuras proyectadas para los años 2020 y 2080 de árboles indicadores de tipos de bosque del gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills usando escenarios de cambio climático de la familia AIB con diferentes modelos de circulación general. El modelo CQO de distribución actual muestran la probabilidad de ocurrencia predicha de árboles en 1 km² (figuras a-e). Los escenarios futuros muestran el área de distribución potencial de las especies, siendo el área coloreada en verde la de mayor incertidumbre de predicción, y el área en rojo la de menor incertidumbre por ser predicha por los 7 escenarios.

4.2 Comparación del área de distribución de las especies arbóreas entre los modelos actuales y futuros.

El área potencial de distribución de las especies, tanto de abundancias como de probabilidades de presencia se redujo en todas las especies. La reducción más drástica se produjo en las especies *E. precatória* que se distribuye en la parte baja del gradiente con una reducción del área de 93,4% para el año 2080, y *G. magnifolia*, especie de la parte baja y media del gradiente (94%). Para las especies cuyos límites de tolerancia ambiental no pudo ser predicho por el modelo, como es el caso de especies de la parte baja del gradiente tales como *E. precatória*, *W. regia*, *G. magnifolia*, *F. occidentalis*, la interpretación de la reducción de su área de distribución debe manejarse con cautela. Las especies de la parte alta del gradiente como *Q. bumelioides*, *W. pinnata*, *O. austinii*, *D. granadensis* presentaron reducciones discretas en la predicción de distribución potencial de los modelos (Cuadro 2.5).

Cuadro 2.5. Área potencial (ha) de distribución actual y futura de especies de árboles y porcentaje de cambio en el área de distribución para el período 2080. Porcentajes negativos indican reducción del área de ocupación de la especie.

Especie	Actual (ha)	Escenarios 2020 (ha)	Escenarios 2080 (ha)	% Cambio Actual/2080
<i>Billia rosea</i>	159700	105000	59600	-62,7
<i>Ceyera theoides</i>	77200	65300	73700	-4,5
<i>Drimys granadensis</i>	96200	83100	88400	-8,1
<i>Euterpe precatória</i>	64100	15800	4200	-93,4
<i>Garcinia magnifolia</i>	23600	2100	1400	-94,1
<i>Hyeronima oblonga</i>	183200	177400	152900	-16,5
<i>Quercus bumelioides</i>	110800	89400	83000	-25,1
<i>Styrax argenteus</i>	61600	42700	39200	-36,4
<i>Welfia regia</i>	26600	400	3700	-86,1
<i>Faramea occidentalis*</i>	41700	34500	24300	-41,7
<i>Hedyosmum scaberrimum*</i>	63600	51900	37300	-41,4
<i>Ocotea austinii*</i>	43100	38600	36500	-15,3
<i>Ilex pallida*</i>	43200	38800	36500	-15,5
<i>Weinmannia pinnata*</i>	45600	40200	38500	-15,6

*Área de distribución predicha en base a probabilidad de presencia de la especie

La distribución actual y potencial futura de las especies también presenta cambios en los rangos altitudinales, tal es el caso de especies como *E. precatória*, *G. magnifolia*. *W. regia* de la parte baja del gradiente altitudinal, cuyo rango de distribución de acuerdo al la predicción del modelo se reduce. Para especies de la parte baja y media del gradiente como *B. rosea*, su distribución tiende a ascender en altitud, mientras que para especies de la parte alta del gradiente como *I. pallida*, *Q. bumelioides* y *W. pinnata*, la tendencia se dirige hacia la disminución de su rango inferior de distribución altitudinal (Cuadro 2.6).

Cuadro 2.6. Rangos de distribución actual y futura predichos por los modelos para especies de árboles indicadoras de tipos de bosque del gradiente altitudinal Caribe- Villas Mills

Especies	Rango Altitudinal Actual (m.s.n.m.)	Rango altitudinal 2020 (m.s.n.m)	Rango altitudinal 2080 (m.s.n.m)
<i>Euterpe precatória</i>	300-1100	500-900	600-1000
<i>Faramea occidentalis</i>	300-900	300-1100	300-1400
<i>Garcinia magnifolia</i>	300-700	400-700	600-900
<i>Welfia regia</i>	300-900	300-900	700-900
<i>Billia rosea</i>	300-2500	700-2300	500-1800
<i>Hedyosmum scaberrimum</i>	300-1500	300-1500	300-1500
<i>Hyeronima oblonga</i>	300-2300	300-2500	300-1900
<i>Cleyera theoides</i>	1300-3200	1500-3200	1500-3200
<i>Drimys granadensis</i>	1100-3100	1300-3100	1300-3100
<i>Ilex pallida</i>	1900-3200	2100-3200	2200-3200
<i>Ocotea austinii</i>	1800-3200	1900-3200	2100-3200
<i>Quercus bumelioides</i>	900-3000	1100-3000	1200-2800
<i>Styrax argenteus</i>	1500-3100	1600-2900	1600-2800
<i>Weinmannia pinnata</i>	1800-3200	1900-3200	2000-3200

5 DISCUSIÓN

5.1 Modelos predictivos de distribución de especies arbóreas.

Los análisis de ordenación restringida han sido ampliamente usados en ecología ambiental para estudiar como diferentes especies responden a cambios en condiciones ambientales (Zhu *et al.* 2005). Sin embargo, la precisión en predicción de tales respuestas dependen del tipo de datos, número de muestras, extensión del área y la correcta selección

de variables ambientales predictoras (Guisan y Thuiller 2005, Pliscoff y Fuentes-Castillo 2011). El modelo construido mediante la técnica CAO muestra diferentes formas de distribución actual de especies a lo largo del gradiente altitudinal. Al igual que el estudio de caso presentado por Yee (2006) para árboles en Nueva Zelanda, hay especies tales como *C. theoides* y *Q. bumelioides*, con curvas en forma de campana, lo que nos sugiere que están bien representadas por el conjunto de datos. En ese mismo sentido, especies como *B. rosea* muestran curvas suavizadas que no se ajustan a la forma de campana y que reflejan de mejor manera su forma de distribución a lo largo del gradiente. En el caso de *D. granadensis*, esta presenta una curva de distribución bimodal que puede deberse a factores no tomados en cuenta en la modelación como por ejemplo la interacción con especies más dominantes como *Q. bumelioides*, cuya mayor abundancia coincide con el declive de la distribución de *D. granadensis*. (Figura 2.2). Este modelo presenta valores calculados de pseudo- R^2 altos y medios lo que nos sugiere que tiene buena capacidad predictiva para el gradiente. El modelo CQO binomial también nos muestra rangos de distribución de especies restringidos ya sea a la parte baja como a la parte alta del gradiente altitudinal, aunque por ajustarse en base a probabilidades de ocurrencia, solo se puede observar el punto en el gradiente en el cual la probabilidad de que la especie se encuentre es nula (cero) o alta (uno).

Es evidente que la mayoría de las especies a excepción de *B. rosea* e *H. oblonga* presentan rangos de tolerancia ambiental restringidos tanto a la parte baja como a la parte alta del gradiente. No fue posible establecer límites de rangos para ninguna especie ya que las funciones ajustan curvas que lucen truncadas en uno u otro extremo del gradiente debido a que no se cuenta con datos climáticos “más allá” del gradiente altitudinal estudiado que permitan al modelo ajustar el límite de tolerancia ambiental. Sin embargo, debemos señalar que para las especies distribuidas en la parte alta del gradiente, el límite superior de tolerancia ambiental está determinado por el límite forestal o “treeline”, y tal como lo señala Islebe y Hooghiemstra (1997) este se encontraría actualmente entre los 3000-3300 m.s.n.m. En el caso de especies como *W. regia*, *H. scaberrimum* y *F. occidentalis*, la función de los modelos ajusta las curvas muy cerca del límite inferior del gradiente altitudinal, lo que nos sugiere que los datos usados para la modelación provienen

de sitios muy cercanos entre sí, lo que no le permite al modelo estimar de mejor manera la distribución real (anexo 2).

También hay que destacar que la mayoría de especies presentan una importante respuesta a las variables ambientales como la temperatura media anual y la precipitación del mes más seco y del trimestre más seco, evidenciado por ser las variables con coeficientes de restricción más altos y que ejercieron mayor peso de restricción en los modelos. Este resultado se refuerza con el hecho de que el clima es el componente ambiental que explica en mayor medida la varianza de la composición florística en el gradiente altitudinal estudiado (Veintimilla 2013). No obstante, hay que considerar que la distribución de las especies responde también a factores edáficos y topográficos, corroborado por el hecho de que el segundo componente en explicar la variabilidad de composición en el gradiente fue el suelo (Veintimilla 2013), teniendo como claro ejemplo a las palmas cuya respuesta a gradientes edáficos y topográficos ha sido reportada por varios estudios (Clark *et al.* 1995, Sesnie *et al.* 2009, Chain *et al.* 2012). Se debe señalar también a la ecología propia de la especie, representada por las interacciones de competencia por recursos con otros organismos y a su capacidad de dispersión, variables que no fueron medidas en este estudio. La generación de modelos que incluyan tales variables permitirá predecir con mayor precisión la distribución de las especies en su medio espacial, especialmente si se trata de distribuciones a escalas locales (Barrio *et al.* 2006).

5.2 Las especies y el cambio climático.

Los cambios en la distribución potencial de una especie dependen principalmente al conjunto de condiciones ambientales en las que se desarrolla la especie (Pearson 2007), así como a la capacidad de dispersión y adaptación de las especies a condiciones que no le son favorables (Townsend *et al.* 2001). Los escenarios de cambio climático de la familia A1B usados en este trabajo son considerados moderados en comparación con otros escenarios y tal como lo sugieren diversas investigaciones de modelación de distribución de especies bajo efectos de cambio climático nos pueden dar una idea de potenciales impactos sobre la biota, amenazando la biodiversidad y la conservación de las especies (Barrio *et al.* 2006).

Los resultados de este trabajo mostraron que la mayoría de las especies modeladas utilizando los escenarios climáticos de la familia A1B para el 2020 y 2080 presentan cambios en los patrones de distribución, con tendencia a la disminución del área de distribución. En este sentido, el caso más evidente es el de la especie *B. rosea*, la cual presenta una reducción muy marcada tanto en área de distribución, como en rango altitudinal. Las especies de la parte baja del gradiente altitudinal *E. precatória*, *G. magnifolia* y *W. regia* presentan de igual forma una disminución de su área de distribución, y el modelo predice que los rangos altitudinales se contraen hacia sitios de mayor altitud. Esto se debe a que los escenarios propuestos de cambio climático establecen áreas con condiciones climáticas más adecuadas para las especies de tierras bajas principalmente a mayores elevaciones.

Se ha documentado que el calentamiento global está conduciendo a las especies a migrar hacia los polos y hacia mayores altitudes, pero en los trópicos, la segunda opción parece ser la más probable de ocurrir (Colwell *et al.* 2008, Feeley y Silman 2010, Chen *et al.* 2011). Los siete escenarios predicen que la mayoría de las especies de la parte baja del gradiente sufrirán un cambio en su rango de distribución hacia altitudes mayores, y predice la desaparición de varias áreas en las que actualmente se distribuye. Debido a que no se pudo establecer los límites de tolerancia ambiental para las especies cuya distribución se extiende desde el nivel del mar, no podemos afirmar que existen elementos claros que apoyen la hipótesis conocida como “desgaste biótico” que señala la pérdida de riqueza de especies de las zonas bajas producto de su migración hacia zonas donde puedan permanecer dentro de los límites de su nicho termal, dejando tras de sí áreas sin reemplazo por otras especies que puedan tolerar las nuevas condiciones climáticas que se supone serán principalmente de temperaturas elevadas (Colwell *et al.* 2008; Feeley y Silman 2010). En el caso de las especies que presentan ese patrón de migración se debe establecer si ya están viviendo un período cercano al óptimo termal de su nicho ecológico ya que las variables ambientales utilizadas para su modelación (temperatura y precipitación) interactúan fuertemente a través de la pérdida de agua por transpiración (Colwell *et al.* 2008).

Las especies de la parte alta del gradiente también presentan reducción del área de distribución y el rango inferior de distribución altitudinal tiende a contraerse, sin embargo,

el rango altitudinal mayor no presenta variación. Los modelos no pudieron ajustar el límite superior de tolerancia ambiental por lo que no se puede predecir hasta que punto estas especies se podrán distribuir en elevación. Presumiblemente su rango de distribución superior sea el límite forestal o “treeline”, descrito como un área de transición donde la limitación de crecimiento forestal es debida principalmente a factores climáticos (Körner 1998). Estudios sobre la relación entre el cambio climático y los cambios en el límite forestal en Nueva Zelanda indican que áreas de límite forestal influenciadas por un “calentamiento invernal” presentan mayor probabilidad de ascender en altitud (Harsh *et al.* 2009). En el caso de los trópicos, se esperaría similar tendencia, aunque se sugiere que los modelos para predecir el impacto del cambio climático sobre el límite forestal deben entender el balance energético, fisiología y biología reproductiva de las especies (Grace *et al.* 2002). En el caso particular de *Q. bumelioides* y *S. argenteus*, estas especies presentan un retroceso en su rango superior de distribución altitudinal, lo que sugiere que estas especies podrían estar perdiendo áreas con condiciones ambientales adecuadas para su establecimiento.

Las especies individuales presentan tasas de migración variables lo que sugiere que los rangos migratorios dependen de muchos rasgos internos y factores externos conductores de cambio (Chen *et al.* 2011). La predicción de distribución potencial de especies bajo efectos de cambio climático debe considerar no solo la modelación del nicho, sino también debe tomar en cuenta aspectos ecológicos como migración, interacciones con otras especies, y por otra parte efectos antrópicos (cambio de uso del suelo). Como todo tema asociado con el cambio climático, este trabajo presenta un grado de incertidumbre marcado por la congruencia de predicción de los escenarios de cambio climático. La conservación de la diversidad implica que se permitan rutas de migración para las especies como medida de adaptación a potenciales efectos de cambio climático, y puesto que las áreas protegidas son sitios estáticos a diferencia de la dinámica de las especies que cambian constante, la toma de decisiones de conservación puede ir en el sentido de establecer nuevas áreas que mantengan condiciones adecuadas para las especies clave (Kerr y Kharouba 2007).

6 CONCLUSIONES

Los modelos de predicción de distribución actual de especies arbóreas usando variables ambientales predictivas como temperatura y precipitación presentan baja incertidumbre de predicción por los valores altos de pseudo- R^2 que muestran un buen ajuste de los modelos.

Las funciones ajustadas para las curvas de distribución de especies mediante la técnica CAO permiten observar la distribución real de cada conjunto de datos y determinan puntos óptimos de abundancias de las especies en el gradiente altitudinal. No se pudo establecer los rangos de tolerancia ambiental para ninguna especie.

Para lograr un mejor ajuste de los modelos de predicción es necesario contar con un conjunto de datos adecuado por especie que cubra la mayor cantidad de extensión a lo largo de su distribución espacial.

Las especies de árboles modeladas presentan una reducción en el área de distribución potencial bajo escenarios de cambio climático. Varias especies cuya distribución está ligada a la parte baja del gradiente altitudinal presentan un patrón de distribución ascendente en sus rangos altitudinales de distribución por la pérdida de área con condiciones ambientales adecuadas para su establecimiento. No obstante, el cambio de área de distribución de las especies de zonas bajas debe analizarse con cautela puesto que no se estableció el límite inferior de tolerancia ambiental

Las especies con distribución ligada a la parte alta del gradiente altitudinal presentan reducciones moderadas en el área de distribución potencial, sin embargo dos especies presentan un patrón de reducción de su rango altitudinal tanto en la parte baja como en la parte alta lo que sugiere que podrían presentar riesgo de extinción si no encuentran áreas con condiciones que les permitan estar dentro de sus límites de tolerancia ambiental.

Los datos obtenidos sugieren que se debe implementar estrategias de conservación que establezcan nexos de conectividad entre las áreas protegidas que se encuentran dentro del gradiente altitudinal Caribe- Villa Mills, principalmente en la parte media del gradiente

entre el Parque Nacional Barbilla y el Parque Nacional Tapantí-Macizo de la Muerte para favorecer la potencial migración en altitud de especies bajo eventos de cambio climático.

7 BIBLIOGRAFÍA

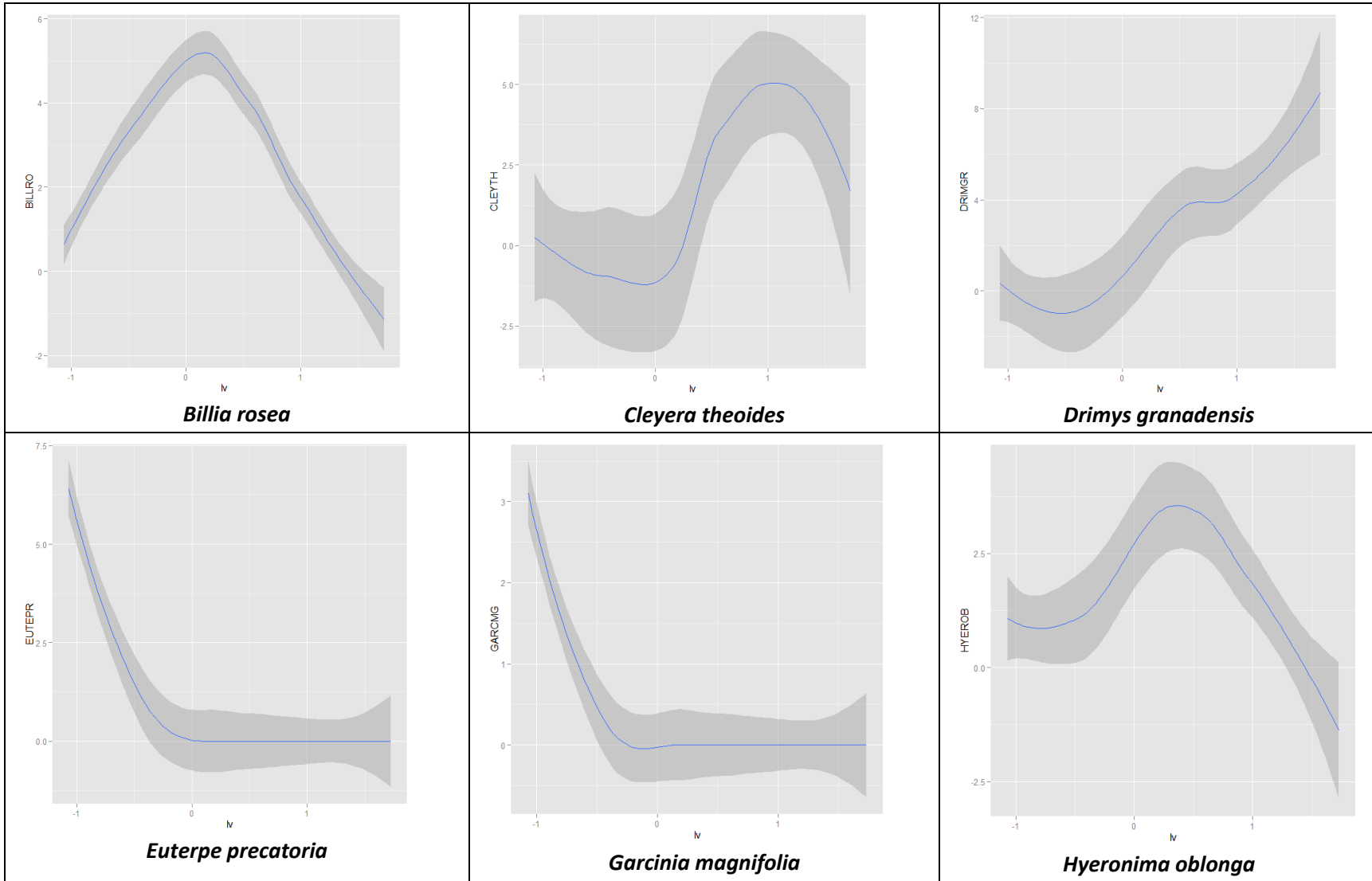
- Barrio, G del; Harrison, P; Berry, P; Butt, N; Sanjuan, M; Pearson, R; Dawson, T. 2006. Integrating multiple modelling approaches to predict the potential impacts of climate change on species' distributions in contrasting regions: comparison and implications for policy. *Environmental Science & Policy*. 9:129-147
- Berner, P. 1992. Effects of slope on the dynamics of a tropical montane oak-bamboo forest in Costa Rica. Ph.D. dissertation. Gainesville, US, University of Florida.
- Blaser, J; Camacho, M. 1991. Estructura, composición y aspectos silviculturales de un bosque de roble (*Quercus* spp.) del piso montano en Costa Rica Turrialba, CR, CATIE. 68 p. (Serie Técnica. Informe Técnico no 185).
- Brown, A, Kappelle, M. 2001. Introducción a los bosques nublados del neotrópico: una síntesis regional. *In* Kappelle, M; Brown, A. eds. Bosques nublados del neotropico. Santo Domingo de Heredia, CR, INBio. 25-40 p.
- Bush, M; Hanselmann, J; Hooghiemstra, H. 2005. Andean montane forest and climate change. *In* Bush, M; Flenley, J; Gosling, W. eds. Tropical rainforest responses to climate change. 2 ed. Berlin, DE, Springer. 35-61 p.
- _____. Hooghiemstra, H. 2005. Tropical biotic response to climate change. *In* Bush, M; Flenley, J; Gosling, W. eds. Tropical rainforest responses to climate change. 2 ed. Berlin, DE, Springer. 35-61 p.
- Clark, DA; Clark, DB; Sandoval, R; Castro, M. 1995. Edaphic and Human Effects on Landscape-Scale Distributions of Tropical Rain Forest Palms. *Ecology* 76(8):2581-2594.
- Colwell, R; Brehm, G; Cardelús, C; Gilman, A; Longino, J. 2008. Global Warming, Elevational Range Shifts, and Lowland Biotic Attrition in the Wet Tropics. *Science* 322:258-260.
- Chen, C; Hill, J; Ohlemüller, R; Roy, D; Thomas, C. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*. 333(6045): 1024-1026
- Churchill, S; Balslev, H; Forero, E; Luteyn, J. 1995. Introduction. *In* Churchill, S; Balslev, H; Forero, E; Luteyn, J. eds. Biodiversity and conservation of neotropical montane

- forests. The neotropical montane forest biodiversity and conservation symposium (1993, New York) Proceedings. xi-xiii
- Feeley, K; Silman, M. 2010. Biotic attrition from tropical forest correcting for truncated temperature niches. *Global Change Biology*. 16: 1830-1836
- Grace, J; Berninger, F; Nagy, Laszlo. 2002. Impacts of climate change on the tree line. *Annals of Botany*. 90: 537-544
- Guisan, A; Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters*. 8: 993-1009
- Harsh, M; Hulme, P; McGlone, M; Duncan, R. 2009. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters*. 12:1040-1049
- Hijmans, R; Cameron, S; Parra, J; Jones, P; Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 25: 1965-1978
- Hu, B; Shao, J; Palta, M. 2006. Pseudo R^2 in logistic regression model. *Statistica Sinica* 16: 846-860
- Imbach, P; Molina, L; Locatelli, B; Roupsard, O; Mahé, G; Neilson, R; Corrales, L; Scholze, M; Ciais, P. Modeling potential equilibrium states of vegetation and terrestrial water cycle of Mesoamerica under climate change scenarios. *Journal of Hydrometeorology*. 13(2): 665-680
- IMN (Instituto Meteorológico de Costa Rica). 2012. (en línea). Consultado 4 febrero del 2012. Disponible en: <http://www.imn.ac.cr/educacion/CLIMA%20DE%20COSTA%20RICA.html>
- ITCR (Instituto Tecnológico de Costa Rica). 2004. Atlas digital de Costa Rica. Escuela de Ingeniería Forestal, Laboratorio de Información Geográfica. Cartago, CR
- IPCC (Intergovernmental Panel of Climate Change, CH). 2007. Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. Ginebra, CH, IPCC. 104 p.
- Islebe, G; Hooghiemstra, H. 1997. Vegetation and climate history of montane Costa Rica since the last glacial. *Quaternary Science Reviews*. 16: 589-604

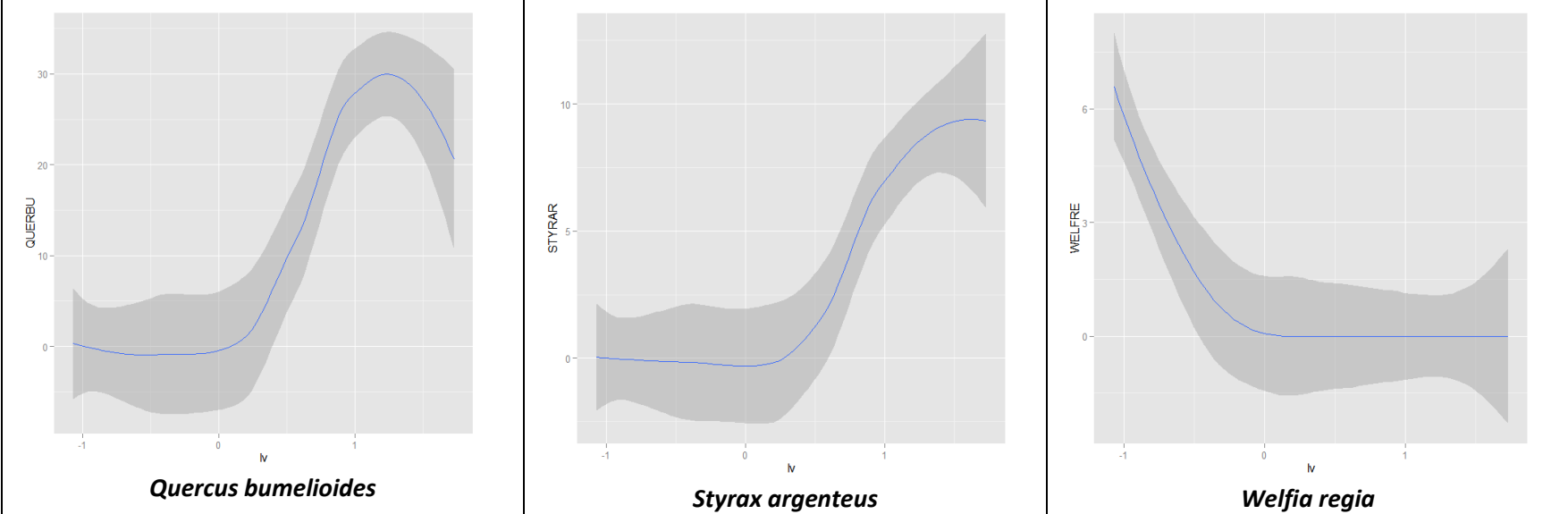
- Kerr, J; Kharouba, H. 2007. Climate change and conservation biology. *In* May, R; McLean, A. eds. Theoretical ecology. Principles and applications. Oxford, US. Oxford University Press. 190-204 p.
- Körner, C. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecología*. 115:445-459
- _____. 2007. The use of altitude in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*. 22(11) 569-574
- Lenoir, J; Gégout, C; Marquet, P; Ruffaray, P de; Brisse, H. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*. 320:1768-1770
- Malhi, Y; Silman, M; Salinas, M; Bush, M; Meir, P; Saatchi, S. 2010. Elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology*. 16(12):3171-3175
- Overpeck, J; Withlock, C; Huntley, B. 2002. Terrestrial biosphere dynamics in the climate system: Past and Future. *In* Alverson, K; Bradley, R; Pedersen, T. eds. Paleoclimate, global change and the future. Berlin, DE, Springer. 81-103 p.
- _____. Cole, J; Bartlein, P. 2005. A “paleoperspective” on climate variability and change. *In* Lovejoy, T; Hannah, L. eds. Climate change and biodiversity. London, UK, Yale University Press. 91-108 p.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 37: 637-669
- Pearson, R. 2007. Species’ distribution modelling for conservation educators and practitioners. Synthesis. American Museum of Natural History (en línea). Consultado 17 mar. 2013. Disponible en: <http://ncep.amnh.org>.
- Pliscoff, P; Fuentes-Castillo, T. 2011. Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande* 48:61-79.
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna (AT). <http://www.R-project.org>.
- Sesnie, S; Finegan, B; Gessler, P; Ramos, Z. 2009. Landscape-scale environmental and floristic variation in Costa Rican old growth rain forest remnants. *Biotropica* 41(1):16-26.

- SINAC (Sistema Nacional de Áreas de Conservación, CR). 2011. Áreas silvestres protegidas. [http://www .sinac.go.cr](http://www.sinac.go.cr).
- Thomas, C; Cameron, A; Green, R; Bakkeness, M; Beaumont, L; Collingham, Y; Erasmus, B; Siqueira, M de; Grainger, A; Hannah, L; Huhges L; Hunthely, B; Jaarsveld, A van; Midgley, G; Miles, L; Ortega.Huerta, M; Townsend Peterson, A; Phillips, O; Williams, S. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*. 427:145-148
- Townsend, A; Sánchez, V; Soberón, J; Bartley, J; Buddemeier, R; Navarro, A. 2001. Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae. *Ecological modeling*. 144(1):21-30
- _____. Tian, H; Martínez-Meyer, E; Soberón, J; Sánchez-Cordero, V; Huntley, B. 2005. Modelling distributional shifts of individual species and biomes *In* Bush, M; Flenley, J; Gosling, W. eds. *Tropical rainforest responses to climate change*. 2 ed. Berlin, DE, Springer. 211-228 p.
- Veintimilla, D. 2013. Identificación y caracterización de tipos de bosque tropical sobre un gradiente altitudinal en Costa Rica: el caso “Caribe-Villa Mills”. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 125 p.
- Venegas, G; Camacho, M. 2001. Efecto de un tratamiento silvicultural sobre la dinámica de un bosque secundario montano en Villa Mills, Costa Rica. Turrialba, CR, CATIE. 22 p. (Serie Técnica. Informe Técnico no. 322).
- Yee, T; Wild, C. 1996. Vector generalized additive models. *Journal of the Royal Statistical Society*. 58(3):481-493
- _____. 2006. Constrained additive ordination. *Ecology*. 87(1): 203-213
- Zhu, M; Hastie, T; Walther, G. 2005. Constrained ordination analysis with flexible response functions. *Ecological Modelling*. 187(4):524-536

Anexo 1. Bandas de ajuste del modelo CAO actuales para 9 especies de árboles del gradiente altitudinal Caribe Villa Mills



Anexo 1. Continuación



Anexo 2. Bandas de ajuste del modelo CQO actuales para 5 especies de árboles del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills

